

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
GUILLAUME LAPIERRE

INTERACTIONS ENTRE LE TOULADI, *SALVELINUS NAMAYCUSH*,
ET L'OMBLE CHEVALIER DULCICOLE, *SALVELINUS ALPINUS*,
DANS DES LACS DU QUÉBEC MÉRIDIONAL

AOÛT 2003

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RÉSUMÉ

Le but de cette étude était d'évaluer l'impact de l'introduction du touladi, *Salvelinus namaycush*, sur l'omble chevalier dulcicole, *Salvelinus alpinus*, dans des lacs du parc de la Gaspésie (Québec, Canada). Nous avons comparé trois populations allopatriques d'omble chevalier avec deux autres vivant en sympatrie avec le touladi. Les ombles chevaliers des populations sympatriques et allopatriques ont été capturés principalement dans l'habitat benthique et dans l'hypolimnion des plans d'eau. Les captures par unité d'effort des ombles chevaliers ont été plus élevées en allopatrie qu'en sympatrie. Les biomasses par unité d'effort les plus élevées et les plus faibles ont été enregistrées en sympatrie alors que les populations allopatriques ont présenté des valeurs intermédiaires. En présence de touladi, les ombles chevaliers ont présenté une croissance accrue, une fécondité plus élevée et une alimentation axée davantage sur le zoobenthos. Les individus plus longs et plus âgés étaient mieux représentés dans les structures en âge et en taille des populations sympatriques. Au lac Paul, où l'omble chevalier et le touladi coexistent, les ombles chevaliers juvéniles ont fréquenté davantage l'épilimnion et l'hypolimnion. Les résultats de cette étude suggèrent que la présence du touladi influence la dynamique des populations d'omble chevalier aux niveaux de la croissance, de l'alimentation, de la fécondité et de la survie des jeunes individus.

AVANT-PROPOS

Conformément à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs, il est possible de présenter les résultats obtenus dans le cadre d'une maîtrise en Sciences de l'environnement sous forme d'un article scientifique plutôt que sous forme de mémoire traditionnel.

Il a été convenu avec mon directeur de recherche, le professeur Pierre Magnan, de présenter les résultats de ce projet sous forme d'un article qui sera soumis au *Nordic Journal of Freshwater Research*. Ce mémoire contient donc un article (Chapitre 1) rédigé en français ainsi que la problématique de recherche et la rétrospective de la littérature à jour qui ont été présentées dans le cadre du Séminaire 1 (ECL-6005).

REMERCIEMENTS

Je remercie sincèrement M. Pierre Magnan d'avoir accepté la direction de ce projet de recherche. Son intérêt et sa motivation furent une grande source d'inspiration. Je remercie aussi M. Nelson Fournier et Mme Caroline Turcotte, biologistes à la FAPAQ, qui m'ont supporté financièrement ainsi que M. François Boulanger, directeur du parc de la Gaspésie et Mme Renée Faubert, technicienne de la faune à la FAPAQ, qui m'ont fourni la main d'œuvre et l'équipement requis. Je remercie chaleureusement M. Raphaël Proulx, professionnel de recherche au Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques, et Martin-Hugues St-Laurent qui m'ont beaucoup aidé lors du traitement statistique des données. Merci beaucoup aux personnes qui m'ont aidé lors de l'échantillonnage sur le terrain soit Martin Delarosbil, Johanne Breton, Denis Roy, François Greffard, Nancy Laflamme et Hélène Boulanger.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
AVANT-PROPOS	iii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES ANNEXES	xi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Problématique	1
Rétrospective de la littérature	5
<i>Biologie de l'omble chevalier</i>	5
<i>Structure des populations</i>	7
<i>Interactions interspécifiques</i>	9
RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE	14
CHAPITRE 1	
INTERACTIONS ENTRE LE TOULADI, <i>SALVELINUS NAMAYCUSH</i> ,	
ET L'OMBLE CHEVALIER DULCICOLE, <i>SALVELINUS ALPINUS</i> ,	
DANS DES LACS DU QUÉBEC MÉRIDIONAL	20
RÉSUMÉ	21
INTRODUCTION	22
MÉTHODOLOGIE.....	23
<i>Lacs à l'étude</i>	23
<i>Pêches expérimentales</i>	27
<i>Traitement des échantillons</i>	27
<i>Analyses statistiques</i>	30
RÉSULTATS	32
Populations d'omble chevalier.....	32
<i>Variations inter-annuelles</i>	32
<i>Abondance et biomasse</i>	33

<i>Répartition spatiale selon l'âge et la longueur</i>	38
<i>Alimentation</i>	39
<i>Croissance</i>	39
<i>Structure en âge et en taille</i>	46
<i>Fécondité et âge moyen des individus matures</i>	51
Populations de touladi.....	53
<i>Abondance et biomasse</i>	53
<i>Répartition spatiale selon l'âge et la longueur</i>	53
<i>Alimentation</i>	57
<i>Croissance</i>	60
<i>Structure en âge et en taille</i>	60
<i>Fécondité et âge moyen des individus matures</i>	60
Populations d'omble de fontaine	68
DISCUSSION	68
Populations d'omble chevalier.....	68
Populations de touladi et d'omble de fontaine.....	76
CONCLUSION.....	79
REMERCIEMENTS	79
RÉFÉRENCES	81

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Caractéristiques générales des cinq lacs à l'étude.....	26
Tableau 2. Résultats des ANOVA réalisées sur les captures et biomasses par unité d'effort (CPUE et BPUE) d'omble chevalier des cinq lacs à l'étude.....	34
Tableau 3. Captures par unité d'effort ($CPUE \pm \acute{E}.T.$) d'omble chevalier dans les six zones d'échantillonnage, des cinq plans d'eau à l'étude.....	35
Tableau 4. Biomasses par unité d'effort ($BPUE \pm \acute{E}.T.$) d'omble chevalier dans les six zones d'échantillonnage, des cinq plans d'eau à l'étude.....	37
Tableau 5. Fécondités ajustées ($\pm I.C. 95\%$) et âges moyens ($\pm \acute{E}.T.$) des femelles et des mâles matures des ombles chevaliers des cinq lacs à l'étude.....	52
Tableau 6. Résultats des ANOVA réalisées sur les captures et biomasses par unité d'effort (CPUE et BPUE) de touladi des lacs Paul et Thibault.....	54
Tableau 7. Captures par unité d'effort ($CPUE \pm \acute{E}.T.$) de touladi dans les six zones d'échantillonnage des lacs Paul et Thibault.....	55
Tableau 8. Biomasses par unité d'effort ($BPUE \pm \acute{E}.T.$) de touladi dans les six zones d'échantillonnage des lacs Paul et Thibault.....	56
Tableau 9. Fécondités ajustées ($\pm I.C. 95\%$) et âges moyens ($\pm \acute{E}.T.$) des femelles et des mâles matures des touladis des lacs Paul et Thibault.	67
Tableau 10. Captures par unité d'effort ($CPUE \pm \acute{E}.T.$) d'omble de fontaine dans les six zones d'échantillonnage des lacs Paul, Thibault, Cascapédia et York.....	69

Tableau 11. Biomasses par unité d'effort (BPUE \pm É.T.) d'omble de fontaine dans les six zones d'échantillonnage des lacs Paul, Thibault, Cascapédia et York.....	70
---	----

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Localisation des lacs à l'étude.....	24
Figure 2. Localisation des six zones d'échantillonnage.....	28
Figure 3. Fréquence relative (%) des ombles chevaliers en relation avec le pourcentage du poids sec de zoobenthos dans leur estomac. Populations allopatriques (A) et sympatriques (S)	40
Figure 4. Fréquence relative (%) des ombles chevaliers en relation avec le pourcentage du poids sec de zooplancton dans leur estomac. Populations allopatriques (A) et sympatriques (S).....	42
Figure 5. Longueurs à l'âge des ombles chevaliers dans les communautés allopatriques (A) et sympatriques (S) étudiées.....	44
Figure 6. Structure en âge des ombles chevaliers des communautés allopatriques (A) et sympatriques (S) étudiées.....	47
Figure 7. Structure en taille des ombles chevaliers des communautés allopatriques (A) et sympatriques (S) étudiées.....	49
Figure 8. Fréquence relative (%) des touladis des lacs Paul et Thibault en relation avec le pourcentage du poids sec de zoobenthos, de zooplancton et de poissons dans leur estomac.....	58
Figure 9. Longueurs à l'âge des touladis des lacs Paul et Thibault.....	61
Figure 10. Structure en âge des touladis des lacs Paul et Thibault.....	63

Figure 11. Structure en taille des touladis des lacs Paul et Thibault.....	65
---	----

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1. Profils thermiques des cinq lacs à l'étude.....	86
--	----

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

Les relations de compétition entre les espèces ont été grandement étudiées afin d'expliquer la structure et la dynamique des communautés animales. La compétition pour la nourriture, l'espace de même que pour les sites de reproduction ne sont que quelques exemples des formes de compétition étudiées (Begon et *al.* 1990, Milinski et Parker 1991). On sait maintenant que les relations de compétition peuvent varier dans le temps et selon l'environnement (Schoener 1982, Persson 1988). La compétition inter et intraspécifique peut entraîner des modifications de certains stades du cycle de vie d'une espèce et en modifier certains caractères phénotypiques tels la croissance, la fécondité et l'âge à maturité (Robinson et Wilson 1994, Skulason et Smith 1995, Stoks et *al.* 1999). La compétition peut aussi modifier l'utilisation de l'habitat et la démographie des espèces (Magnan, 1988, L'abée-Lund et *al.* 1993). La compétition entre deux espèces peut également influencer les autres constituants des réseaux trophiques qu'ils soient situés plus haut ou plus bas dans la chaîne alimentaire (Carpenter et *al.* 1985, Colby et *al.* 1987).

Les modifications des communautés piscicoles et des caractères phénotypiques des individus sont en fait des réactions à la pression de compétition et atténuent souvent les effets négatifs de cette compétition. Par exemple, une espèce qui subit une prédation pourra augmenter sa croissance pour atteindre une taille non vulnérable plus rapidement (Damsgard 1995, Chase 1999) ou atteindre une maturité sexuelle à un âge plus jeune afin

de se reproduire avant de subir la prédation (Chase 1999, Stoks et *al.* 1999). La plasticité phénotypique est donc cruciale pour l'adaptabilité des espèces en présence de compétiteurs.

Les introductions intentionnelles ou accidentelles d'espèces sportives et de poissons utilisés comme appâts ont modifié les communautés de plusieurs plans d'eau au Québec (Lacasse et Magnan 1994). Parmi les espèces sportivesensemencées volontairement, on compte la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss*, la truite fardée, *Salmo clarkii*, la truite brune, *Salmo trutta* et le touladi, *Salvelinus namaycush* (Dumont et *al.* 1988). Les poissons appâts rejetés à l'eau après une pêche ont souvent eu un impact négatif sur les communautés en place. Les espèces comme le meunier noir, *Catostomus commersoni*, et le mullet à cornes, *Semotilus atromaculatus*, peuvent réduire grandement le rendement de pêche sportive de l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis* (Magnan 1988, 1989). Plusieurs espèces introduites accidentellement sont considérées comme envahissantes. Entre autres, la carpe, *Cyprinus carpio*, s'est répandue rapidement dans le fleuve St-Laurent et ses affluents suite à son introduction (Crossman 1991).

Dans le Québec méridional, moins d'une centaine de lacs abriteraient des populations d'omble chevalier dulcicole, *Salvelinus alpinus* (Dumont 1982). Ces populations sont différentes de celles retrouvées plus au nord tant aux niveaux génétique, morphologique qu'écologique (Wilson et *al.* 1996). Les activités humaines auraient contribué à restreindre la distribution originale de l'omble chevalier. La compétition avec les espèces

introduites, l'eutrophisation de certains plans d'eaux et leur acidification représenteraient une menace pour plusieurs populations (Dumont 1982).

En 1971, le ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche du Québec (aujourd'hui la Société de la Faune et des Parcs du Québec), aensemencé 10 000 touladis au lac Thibault dans le Parc de la Gaspésie (Bouchard 1999). Ce lac supportait alors des populations d'omble chevalier et d'omble de fontaine indigènes (Fortin et Lamoureux 1989). Les touladis ensemencés se sont ensuite propagés au lac Paul situé plus en aval du réseau hydrographique. Le lac Paul supportait également des populations d'omble chevalier et d'omble de fontaine indigènes avant l'arrivée du touladi (Faubert et Fournier 1995). Les touladis ont été ensemencés à l'époque pour rehausser le potentiel de pêche sportive du lac Thibault, pratique qui serait jugée aujourd'hui inacceptable.

Le touladi est reconnu comme un compétiteur de l'omble chevalier (Johnson 1980). Les populations sympatriques de ces deux espèces interagissent de différentes façons mais habituellement le touladi élimine complètement l'omble chevalier ou le relègue à une position subordonnée (Johnson 1980). Même si leur distribution géographique se chevauchent grandement, les lacs abritant les deux espèces sont plutôt rares. Ces deux espèces occupent le même habitat préférentiel en période estivale soit la zone hypolimnétique (Johnson 1980). Le touladi juvénile est susceptible d'exercer une compétition alimentaire sur l'omble chevalier et s'en alimente à l'âge adulte (Dumont et Monette 1979). Dans un contexte de conservation du patrimoine faunique, il apparaît donc important d'étudier les relations interspécifiques entre ces espèces afin de mieux

comprendre la dynamique de leurs interactions. De telles connaissances sont nécessaires afin d'assurer un meilleur suivi de l'intégrité écologique des populations d'omble chevalier dulcicole du Québec méridional.

L'objectif de cette étude a été d'évaluer l'impact de l'introduction du touladi sur la répartition spatiale, les captures et biomasses par unité d'effort, la structure en âge et en taille, l'alimentation, la croissance, l'âge à maturité et la fécondité des ombles chevaliers dans les lacs Thibault et Paul du Parc de la Gaspésie. Étant donné le peu d'informations disponibles concernant les populations d'omble chevalier antérieures à l'introduction du touladi sur ces deux plans d'eau, les populations d'omble chevalier ont été comparées à celles de trois lacs environnants n'ayant pas fait l'objet d'introduction de touladi (lacs Côté, Cascapédia et York).

Rétrospective de la littérature

Biologie de l'omble chevalier

L'omble chevalier d'eau douce semble capable de s'alimenter d'une grande variété d'organismes (Scott et Crossman 1974). Son régime alimentaire varie selon les saisons et s'oriente vers le type de proie le plus abondant (Johnson 1980). Ainsi, l'alimentation de cette espèce peut passer des invertébrés benthiques au printemps, au zooplancton à la fin de l'été (Bjoru et Sandlund 1995) puis de nouveau vers le zoobenthos lorsque le zooplancton devient moins abondant à l'automne (Everhart et Waters 1965). L'alimentation des ombles chevaliers varie selon l'âge et la taille des individus. Ainsi, au lac Matamek, situé au nord de Sept-Iles, les ombles de moins de 200 mm se nourrissaient exclusivement d'invertébrés benthiques, alors que ceux de plus de 200 mm étaient piscivores (Saunders et Power 1969). La piscivorie devient plus fréquente en présence de proies telles l'éperlan arc-en-ciel, *Osmerus mordax*, (Saunders et Power 1969), le corégone, *Coregonus lavaretus*, (Amundsen 1994) ou l'épinoche à trois épines, *Gasterosteus aculeatus* (Fraser et Power 1984, 1989, Amundsen 1994). Le cannibalisme est quant à lui observé de façon plus régulière lorsque l'omble chevalier se retrouve en allopatrie (Amundsen 1994). Le cannibalisme ne serait pas le résultat d'interactions sociales mais plutôt un facteur génétique prédéterminé chez les individus (Amundsen et al. 1997).

Lévesque (1989) a comparé les populations d'omble chevalier de deux plans d'eau qui différaient d'un point de vue morphologique. Il a émis l'hypothèse que la superficie des habitats littoraux (0-3 m), généralement plus riches en ressources alimentaires, pourrait

avoir une incidence positive sur la production en omble chevalier. En dehors de la période de stratification thermique, les ombles chevaliers auraient accès à la zone littorale, plus riche en ressources alimentaires et pourraient ainsi augmenter leur productivité.

La longévité et la croissance des ombles chevaliers varient dans l'aire de distribution de l'espèce et ces différences seraient principalement dues à la longueur de la saison de croissance (Venne et Magnan 1989). Dans le Québec méridional, les ombles chevaliers ont une longévité qui peut aller de six ans en Mauricie (Masse et Venne 1993) à 15 ans sur la Côte-Nord (Saunders et Power 1969). Ces derniers peuvent atteindre l'âge de 25 ans dans le nord canadien (Venne et Magnan 1989).

L'omble chevalier lacustre se reproduit habituellement à l'automne. Selon la latitude et la température de l'eau, la reproduction peut avoir lieu à l'hiver, au printemps et même en été (Johnson 1980). La fraye a généralement lieu en lac sur les hauts fonds graveleux (Kircheis 1976) quoique celle-ci peut avoir lieu en ruisseau (Frost 1963). Les populations septentrionales présentent des fécondités habituellement plus faibles que celles du Québec méridional (Venne et Magnan 1989). Dans le nord du Québec, la fécondité des ombles chevaliers serait d'environ 1600 oeufs / kg de poisson dans les lacs Ducreux et Noname tandis qu'en Mauricie, la fécondité moyenne des ombles a été estimée à environ de 2 600 oeufs / kg de poisson (Venne et Magnan 1989, Masse et Venne 1993). L'âge à maturité des ombles chevaliers est environ de trois ans pour les mâles et de quatre ans

pour les femelles dans le Québec méridional (Lévesque 1989, Pelletier 1991, Masse et Venne 1993) et peut atteindre 11 ans dans le nord canadien (Venne et Magnan 1989).

Structure des populations

Des études récentes ont démontré que le polymorphisme trophique est couramment observé chez les vertébrés (Wimberger 1994, Skulason et Smith 1995). Chez les poissons, le polymorphisme est plus fréquent chez les populations de l'hémisphère Nord, où les communautés sont constituées d'un faible nombre d'espèces (Robinson et Wilson 1994). Chez ces populations, la compétition intraspécifique est souvent importante due à la pauvreté du milieu. Ces espèces sont donc appelées à occuper différents habitats et à développer des formes propres à chacun (Robinson et Wilson 1994). Le polymorphisme est un phénomène bien connu chez l'omble chevalier et a été grandement étudié (Klemetsen et Grotnes 1980, Hindar et Jonsson 1982, Klemetsen 1984, Jonsson et *al.* 1988, Klemetsen et *al.* 1997, Adams et *al.* 1998, Jonsson et Skulason 2000, Jonsson et Jonsson 2001, Alekseyev et *al.* 2002).

Plusieurs facteurs biotiques et abiotiques influencent la structure des populations lacustres d'omble chevalier dont la disponibilité de la nourriture, la morphométrie du plan d'eau ainsi que la présence de poissons fourrages ou de compétiteurs (Hindar et Jonsson 1982). Griffiths (1994) reconnaît trois principaux types de populations d'omble chevalier lacustre. Certaines populations présentent des individus de deux formes différentes, soit une forme naine et une forme normale, tandis que d'autres ne présentent qu'une seule forme (forme naine ou normale) (Griffiths 1994). Les populations dimorphiques sont généralement retrouvées dans des plans d'eaux profonds et de fortes dimensions tandis

que les populations monomorphiques de forme naine sont typiques des lacs peu profonds, de petites dimensions et situés en haute altitude (Griffiths 1994). Les populations monomorphiques de forme normale occupent les plans d'eaux de taille intermédiaire (Griffiths 1994). L'auteur ne précise toutefois pas l'ordre de grandeur de ces plans d'eaux.

La forme normale atteint des tailles plus grandes et présente une livrée rougeâtre en période de reproduction tandis que la forme naine est plus petite et présente une teinte argentée souvent marquée de bandes caractéristiques des tacons (Saunders et Power 1969, Hindar et Jonsson 1982). Habituellement, la forme naine occupe la zone profonde-benthique tandis que la forme normale occupe toute la zone limnétique. En période d'abondance de nourriture, cette ségrégation spatiale disparaît (Hindar et Jonsson 1982). Dans certains cas, les deux formes peuvent s'isoler en temps de reproduction, la forme naine frayant à de plus grandes profondeurs et plus tard en saison (Klemetsen et Grotnes 1980, Jonsson et Hindar 1982).

On a déjà rapporté la présence de trois formes d'omble chevalier au lac Tasersuaq sur la côte ouest du Groenland (Riget et *al.* 1986). Ces formes présentaient des différences au niveau de l'habitat, de l'alimentation et de la reproduction. La forme de petite taille était benthique et se nourrissait surtout de chironomides, la forme intermédiaire était pélagique et se nourrissait de zooplancton tandis que les ombles de plus grande taille occupaient toutes les zones du lac et plusieurs d'entre eux étaient piscivores.

Le lac Thingvallavatn en Islande renferme des ombles chevaliers de quatre formes différentes (Sandlund et *al.* 1987, Jonsson et *al.* 1988, Snorrason et *al.* 1994, Jonsson et Jonsson 2001). Il existe deux formes benthiques, soit une grande et une petite, une forme planctonophage et une forme piscivore. Les deux formes benthiques sont retrouvées sur le substrat à différentes profondeurs, la forme planctonophage occupe la zone pélagique tandis que la forme piscivore est observée dans toutes les zones des plans d'eau.

Interactions interspécifiques

La comparaison des populations allopatriques et sympatriques est une approche couramment utilisée en écologie pour mettre en évidence le rôle de la compétition dans les changements de niches observées au sein des communautés de poissons (Diamond et Case 1986). Pour vérifier les relations de compétition, les études expérimentales ont également recours à des biomanipulations. En introduisant ou en retirant des individus dans une communauté, il devient possible d'observer des changements de niche des espèces compagnes (Diamond et Case 1986).

La présence d'espèces compétitrices influence grandement la répartition spatiale et l'utilisation de l'habitat de l'omble chevalier dans les plans d'eau (Hegge et *al.* 1989). En allopatrie, l'omble chevalier occupe toutes les zones des lacs, aussi bien la zone littorale que la zone profonde et pélagique (Sandlund et *al.* 1987). Selon la biologie et les zones occupées par le ou les compétiteurs, l'omble chevalier modifiera de différentes façons sa répartition spatiale et différents aspects de son cycle vital (Fraser et Power 1984, Hegge et *al.* 1989, Pelletier 1991). Plusieurs auteurs ont remarqué une ségrégation spatiale chez

des populations sympatriques d'omble chevalier et d'omble de fontaine (Everhart et Waters 1965, Lévesque 1989, Masse et Venne 1993). Lorsque ces deux espèces sont retrouvées en sympatrie, l'omble chevalier fréquente la zone supérieure de l'hypolimnion tandis que l'omble de fontaine se retrouve principalement en zone littorale. Cette ségrégation spatiale induit des régimes alimentaires différents pour ces deux espèces. Le zooplancton constitue la majeure partie du régime alimentaire de l'omble chevalier tandis que l'omble de fontaine s'alimente principalement d'invertébrés benthiques et terrestres (Everhart et Waters 1965). Une ségrégation similaire a été observée dans le cas d'une population d'omble chevalier vivant en sympatrie avec l'omble de fontaine et le meunier noir (Pelletier 1991). Dans ce cas précis, l'omble chevalier occupait en majeure partie la zone métalimnétique et hypolimnétique situées entre six et neuf mètres de profondeur. L'alimentation de ceux-ci était principalement composée de larves de diptères et de zooplancton. L'omble de fontaine avait aussi changé sa distribution habituelle, la majorité des individus étant capturés à des profondeurs excédant six mètres.

Les relations interspécifiques entre l'omble chevalier et l'omble de fontaine peuvent varier selon le régime thermique des plans d'eau (Hammar 1998). Ainsi, chez certaines populations nordiques, les ombles chevaliers atteignent des tailles supérieures aux ombles de fontaine et présentent un régime alimentaire presque exclusivement piscivore. À l'inverse, les populations sympatriques d'omble chevalier situées plus au sud orientent leur alimentation vers le benthos et le zooplancton et atteignent des tailles inférieures aux ombles de fontaine (Hammar 1998).

Les populations d'omble chevalier peuvent présenter une ségrégation spatiale et alimentaire entre des groupes d'individus de longueurs ou d'âges différents (Hegge et *al.* 1989). Les individus juvéniles occupent habituellement des habitats moins fréquentés par les adultes ou par d'autres prédateurs potentiels. Une telle ségrégation a été remarquée chez des populations sympatriques d'omble chevalier et de truite brune (Hegge et *al.* 1989, L'Abée-Lund et *al.* 1993). La truite brune était surtout retrouvée en zone littorale, les ombles chevaliers juvéniles, dans la zone épibenthique profonde tandis que les ombles chevaliers adultes se trouvaient principalement dans la zone pélagique (L'Abée-Lund et *al.* 1993).

Les relations de compétition entre l'omble chevalier et le touladi ont été peu étudiées. Ceci est dû au faible nombre de lacs où les deux espèces cohabitent de façon naturelle. Les études portant sur la compétition entre ces espèces ont été effectuées uniquement sur des populations septentrionales (Fraser et Power 1984, 1989). Il est possible que les relations de compétition entre l'omble chevalier et le touladi soient différentes dans le cas des populations retrouvées dans le Québec méridional. La température de l'eau, la longueur de la saison de croissance et l'abondance des ressources alimentaires sont susceptibles d'être différentes entre ces deux zones géographiques et pourraient influencer la dynamique des interactions entre ces deux espèces. Pour la même raison, les effets de la prédation exercée par le touladi ainsi que la capacité de l'omble chevalier à supporter la prédation pourraient être différents à de plus basses latitudes.

Fraser et Power (1989) ont étudié différentes populations d'omble chevalier du nord québécois dont quelques unes vivant en sympatrie avec le touladi. En allopatrie, les ombles chevaliers présentaient un patron de croissance plus variable. Les distributions de longueurs pour chaque âge ont démontré qu'à partir de six ans, chaque cohorte supportait deux groupes de poissons ayant des taux de croissance différents. Chez les populations sympatriques, la croissance était plus rapide et moins variable à l'intérieur de chaque groupe d'âge. La présence de touladi a également influencé la survie et la longévité des ombles chevaliers (Fraser et Power 1989). Le taux de survie de Chapman-Robson était d'environ 0,5 pour les populations sympatriques tandis qu'il était de 0,75 pour la population allopatrique du lac Ducreux. La longévité des ombles chevaliers a été de 19 ans en allopatrie tandis qu'elle a varié de 9 à 15 ans chez les populations sympatriques. L'âge à maturité a été le même chez les populations allopatriques et sympatriques (cinq ans), sauf dans le cas d'une population sympatrique où l'âge à maturité était de neuf ans. Fraser et Power (1989) notent également des abondances beaucoup plus faibles d'ombles chevaliers chez les populations vivant en sympatrie avec le touladi. Les abondances relatives évaluées étaient de trois (15,4 poissons par nuit-filet) à 10 fois (4,9 poissons par nuit-filet) moins élevées chez les populations sympatriques que chez la population allopatrique du lac Ducreux (52,2 poissons par nuit-filet). La proportion d'omble chevalier surpassait celle des touladis dans les lacs de faible profondeur ($\approx 6,2$ m). À l'inverse, les touladis surpassaient l'abondance relative des ombles chevaliers dans les plans d'eau plus profonds ($\approx 48,8$ m). Les auteurs n'ont pas avancé d'explications à ce sujet. L'alimentation des ombles a été différente entre les populations allopatriques et sympatriques, la proportion de poissons dans la diète des ombles sympatriques prenant

beaucoup moins d'importance. En conséquence, la charge parasitaire des ombles sympatriques a été plus faible que chez les ombles allopatriques (Fraser et Power 1989).

Il apparaît que la compétition entre le touladi et l'omble chevalier soit variable selon certains facteurs du milieu comme la morphométrie des plans d'eaux et la présence de poissons fourrages ou de compétiteurs. Ces deux espèces occupent le même habitat préférentiel en période de stratification thermique, soit la zone hypolimnique supérieure. Les touladis juvéniles sont susceptibles d'exercer une compétition alimentaire sur l'omble chevalier et de s'en alimenter une fois adultes (Dumont et Monette 1979). Aucune étude n'a jusqu'à présent porté sur les effets de la présence du touladi sur la répartition spatiale des ombles chevaliers à l'intérieur des plans d'eaux.

RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE

- Adams, C.E., D. Fraser, F.A. Huntingford, R.B. Greer, C.M. Askew et A.F. Walker, 1998. Trophic polymorphism amongst Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. *J. Fish Biol.* 52 : 1259-1271.
- Alekseyev, S.S., V.P. Samusenok, A.N. Matveev et M.Yu. Pichugin, 2002. Diversification, sympatric speciation and trophic polymorphism of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, in Transbaikalia, *Env. Biol. Fish.* 64 : 97-114.
- Amundsen, P.-A., 1994. Piscivory and cannibalism in arctic charr, *J. Fish Biol.* 45 : 181-189.
- Amundsen, P.-A., S. Siikavuopio et G. Christensen, 1997. Significance and temporal persistence of individual specialization in cannibalistic arctic char, *Salvelinus alpinus*, *Nordic. J. Freshw. Res.* 73 : 28-34.
- Begon, M., J.L. Harper et C.R. Townsend, 1990. *Ecology*, 2nd edition. Blackwell Scientific Publication, Cambridge. 945 p.
- Bjoru, B. et O. T. Sandlund, 1995. Differences in morphology and ecology within a stunted arctic char population, *Nordic J. Freshw. Res.* 71 : 163-172.
- Bouchard, F., 1999. Plan de protection des populations d'omble chevalier des lacs Paul et Thibault, Faune et Parcs Québec, Direction de l'aménagement de la faune de la Gaspésie-Iles-de-la-Madeleine, Zac des Chic-Chocs, 53 p.
- Carpenter, S.R., J.F. Kitchell et J.R. Hodson, 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity, *Bioscience* 35 : 634-639.
- Chase, J. M., 1999. Food web effects of prey size refugia : variable interactions and alternative stable equilibria, *Amer. Nat.*, 154 : 559-570.
- Colby, P.J., P.A. Ryan, D.H. Schupp et S.L. Serns, 1987. Interactions in north-temperate lake fish communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 : 104-128.
- Crossman, E.J. 1991. Introduced freshwater fishes : a review of the North American perspective with emphasis on Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48 : 46-57.
- Damsgard, B., 1995. Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), as prey for piscivorous fish- A model to predict prey vulnerabilities and prey size refuges, *Nordic. J. Freshwat. Res.* 71 : 190-196.

- Diamond, J. et T.J. Case, 1986. Community ecology, Harper and Row publishers Inc. New York, 665 p.
- Dumont P. et S. M. Monette, 1979. Distribution, écologie et statut de l'Omble chevalier d'eau douce (*Salvelinus alpinus Linnaeus*) dans l'Outaouais Québécois, Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune, Hull, 35 p.
- Dumont, P., 1982. Dispersion post-glaciaire de l'Omble chevalier d'eau douce (*Salvelinus alpinus*) dans le Québec méridional, Naturaliste Can. 109 : 229-234.
- Dumont, P., J.F. Bergeron, P. Dulude, Y. Mailhot, A. Rouleau, G. Ouellet et J.P. Lebel, 1988. Introduced salmonids : where are they going in Quebec watersheds of the St-Laurence river. Fisheries, 13 : 9-17.
- Everhart, W. H. et C. P. Waters, 1965. Life history of blueback trout (Arctic char, *Salvelinus alpinus*(*Linnaeus*)) in Maine, Trans. Am. Fish. Soc. 94 : 393-397.
- Faubert, R. et N. Fournier, 1995. Diagnose écologique du lac Paul, juin 1993, Ministère de l'Environnement et de la Faune, DGOR-11, SAEF, ZAC des Chic-Chocs, 41 p.
- Fortin, M. et J. Lamoureux, 1989. Compte rendu de la diagnose du lac Thibault. 1989. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, D.G.O.R.-11, S.A.E.F., ZAC des Chic-Chocs, 3p.
- Fraser, N. C. et G. Power, 1984. The interactive segregation of landlocked Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from lake charr (*S. namaycush*) and brook charr (*S. fontinalis*) in two lakes of subarctic Quebec, Canada, p. 163-181. In L. Johnson and B.L. Burns (eds.), Biology of the Arctic charr, Proceedings of the International Symposium on Arctic Charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981, Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
- Fraser, N. C. et G. Power, 1989. Influences of lake trout on lake-resident arctic char in northern Quebec, Canada, Trans. Amer. Fish. Soc. 118 : 36-45.
- Frost, W. E., 1963. The homing of charr *Salvelinus willughbii* (Gunther) in Windermere, Anim. Behav. 11 : 74-82.
- Griffiths, D., 1994. The size structure of lacustrine Arctic charr (Pisces : Salmonidae) populations, Biol. J. Linn. Soc. 51 : 337-357.

- Hammar, J., 1998. Evolutionary Ecology of Arctic char (*Salvelinus alpinus* (L.)). Intra- and Interspecific Interactions in Circumpolar Populations. Acta Universitatis Upsaliensis. *Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 408. 31 pp. Uppsala ISBN 91-554-4342-7.
- Hegge, O., B. K. Dervo, J. Skurdal et D. O. Hessen, 1989. Habitat utilization by sympatric arctic charr (*Salvelinus alpinus* (L.)) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in lake Atnsjo, south-east Norway, Fresh. Biol. 22 : 143-152.
- Hindar, K. et B. Jonsson, 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, western Norway, Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39 : 1030-1045.
- Johnson, L., 1980. The arctic charr, *Salvelinus alpinus*. In Charr : Salmonids fishes of the genus *Salvelinus*, 15-98, ed. Balon, E. K., Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands, 928 p.
- Jonsson, B. et K. Hindar, 1982. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, western Norway, Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39 : 1404-1413.
- Jonsson, B., S. Skulason, S. S. Snorrason, O. T. Sandlund, H. J. Malmquist, P. M. Jonasson, R. Gydemo et T. Lindem, 1988. Life history variation of polymorphic Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in Thingvallavatn, Iceland, Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45 : 1537-1547.
- Jonsson, B. et S. Skulason, 2000. Polymorphic segregation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) from Vatnshlidarvatn, a shallow Icelandic lake, Biol. J. Linn. Soc. 69 : 55-74.
- Jonsson, B. et N Jonsson, 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr, J. Fish Biol. 58 : 605-638.
- Kircheis, F. W., 1976. Reproductive biology and early life history of the sunapee trout of Floods pond, Maine, Trans. Am. Fish. Soc. 105 : 615-619.
- Klemetsen, A. et P. Grotnes, 1980. Coexistence and immigration of two sympatric arctic charr, p. 757-763. In E. K. Balon (ed.) Charrs, salmonids fishes of the genus *Salvelinus*, Dr. W. Junk Publishers, The Hague.

- Klemetsen, A. 1984. The Arctic charr speciation problem as seen from northern Norway, pp. 65-77. In : L. Johnsson et B.L. Burns (ed.) Biology of the Arctic charr, Proc. Int. Symp. Arctic Charr, University of Manitoba Press, Winnipeg.
- Klemetsen, A., P.-A. Amundsen, R. Knudsen et B. Hermansen, 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Lake Fjellfrosvatn, northern Norway, Nordic. J. Freshwat. Res. 73 : 13-23.
- L'Abée-Lund, J. H., A. Langeland, B. Jonsson et O. Ugedal, 1993. Spatial segregation by age and size in Arctic charr : a trade-off between feeding possibility and risk of predation, J. Ani. Ecol. 62 : 160-168.
- Lacasse, S. et P. Magnan. 1994. Distribution post-glaciaire de l'omble de fontaine dans le bassin hydrographique du fleuve St-Laurent : impact des interventions humaines. Université du Québec à Trois-Rivières, pour le ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec. 83 p.
- Lévesque, F., 1989. Dynamique sommaire de populations sympatriques d'Omble chevalier (*Salvelinus salvelinus*) et d'Omble de fontaine (*S. fontinalis*) cantonnées en eau douce dans deux lacs du parc de la Jacques-Cartier, Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche du Québec, Direction régionale de Québec et Direction de la gestion des espèces et des habitats, Québec, Rapp. tech. 64 p.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species : ecological shift, morphological shift and their impact on zooplankton communities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45 : 999-1009.
- Magnan, P. 1989. The impact of ciprinid and catostomid introductions on brook charr, *Salvelinus fontinalis*, populations : a review. Physiol. Ecol. Japan. Spec. Vol. 1 : 337-356.
- Masse, D. et H. Venne, 1993. Situation de la population d'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* Linné) du lac Français, Parc National de la Mauricie, Service de la conservation des ressources naturelles, Parc National de la Mauricie, 139 p.
- Milinski, M. et G. A. Parker, 1991. Competition for resources. In Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach, J.R. Krebs et N.B. Davies, eds., pp. 137-168. Oxford : Blackwell Scientific Publications.

- Pelletier, C., 1991. Diagnose écologique du lac Chaudière, ZEC Chapais : Étude des populations de l'Ombre chevalier (*Salvelinus alpinus*) et de l'Ombre de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), Université du Québec à Rimouski pour le Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche, Direction du Bas Saint-Laurent, ZAC du Grand-Portage, 52 p.
- Persson, L. 1988. Asymmetries in competitive and predatory interaction in fish populations. P. 203-218. In : B. Ebenman and L. Persson (eds) Size-structured populations. Springer-Verlag. Berlin.
- Riget, F. F., K. H. Nygaard et B. Christensen, 1986. Population structure, ecological segregation and reproduction in a population of arctic char (*Salvelinus alpinus*) from Lake Tasersuaq, Greenland, Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43 : 985-992.
- Robinson, B.W. et D.S. Wilson, 1994. Character release and displacement in fishes : a neglected literature. Amer. Nat. 144, 596-627.
- Sandlund, O. T., B. Jonsson, H. J. Malmquist, R. Gydemo, T. Lindem, S. Skulason, S. S. Snorrasson et P. M. Jonasson, 1987. Habitat use of arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallatn, Iceland, Env. Biol. Fish. 20 : 263-274.
- Saunders, L. H. et G. Power, 1969. The arctic char, *Salvelinus alpinus* (linnaeus), of Matamek lake, Québec, Nat. Can. 96 : 919-934.
- Schoener, T. W., 1982. The controversy over interspecific competition. Amer. Sci. 70 : 586-595.
- Scott W. B. et E. J. Crossman, 1974. Poissons d'eau douce du Canada, Office des recherches sur les pêcheries du Canada, Bulletin 184, Ottawa, 1026 p.
- Skulason, S. et T.B. Smith, 1995. Ressource polymorphism in vertebrate, Trends Ecol. Evol. 10 : 366-370.
- Snorrasson, S. S., S. Skulason, B. Jonsson, H. J. Malmquist, P. M. Jonasson, O. T. Sandlund et T. Lindem, 1994. Trophic specialization in arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces : Salmonidae) : morphological divergence and ontogenetic niche shifts, Biol. J. Linn. Soc. 52 : 1-18.
- Stoks, R., M. DeBlock, H. Van Gossum et L. De Bruyn, 1999. Phenotypic shifts caused by predation : selection or life-history shifts ? Evol. Ecol. 13 : 115-129.

- Venne, H. et P. Magnan, 1989. Life history tactics in landlocked arctic charr (*Salvelinus alpinus*) : a working hypothesis, *Physiol. Ecol. Japan. Spec. Vol. 1* : 239-248.
- Wilson, C. C. , P. D. N. Hebert, J. D. Reist et J. B. Dempson, 1996. Phylogeography and postglacial dispersal of arctic charr *Salvelinus alpinus* in North America, *Mol. Ecol.* 5 : 187-197.
- Wimberger, P.H. 1994. Trophic polymorphisms, plasticity, and speciation in vertebrates. Dans D.J. Stouder, K.L. Fresh and R.J. Feller (eds), *Theory and application in fish feeding ecology*, Univ. of south Carolina Press, Columbia, pp. 19-43.

CHAPITRE 1

**INTERACTIONS ENTRE LE TOULADI, *SALVELINUS NAMAYCUSH*, ET
L'OMBLE CHEVALIER DULCICOLE, *SALVELINUS ALPINUS*, DANS DES
LACS DU QUÉBEC MÉRIDIONAL**

Par

Guillaume Lapierre et Pierre Magnan¹

Département de chimie-biologie

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-Rivières (Québec)

G9A 5H7, Canada

¹*Auteur à qui doit être adressée la correspondance*

Téléphone : (819) 376-5053 ; Télécopieur : (819) 376-5084

Adresse électronique : Pierre_Magnan@uqtr.ca

RÉSUMÉ

Le but de cette étude était d'évaluer l'impact de l'introduction du touladi, *Salvelinus namaycush*, sur l'omble chevalier dulcicole, *Salvelinus alpinus*, dans des lacs du parc de la Gaspésie (Québec, Canada). Nous avons comparé trois populations allopatriques d'omble chevalier avec deux autres vivant en sympatrie avec le touladi. Les ombles chevaliers des populations sympatriques et allopatriques ont été capturés principalement dans l'habitat benthique et dans l'hypolimnion des plans d'eau. Les captures par unité d'effort des ombles chevaliers ont été plus élevées en allopatrie qu'en sympatrie. Les biomasses par unité d'effort les plus élevées et les plus faibles ont été enregistrées en sympatrie alors que les populations allopatriques ont présenté des valeurs intermédiaires. En présence de touladi, les ombles chevaliers ont présenté une croissance accrue, une fécondité plus élevée et une alimentation axée davantage sur le zoobenthos. Les individus plus longs et plus âgés étaient mieux représentés dans les structures en âge et en taille des populations sympatriques. Au lac Paul, où l'omble chevalier et le touladi coexistent, les ombles chevaliers juvéniles ont fréquenté davantage l'épilimnion et l'hypolimnion. Les résultats de cette étude suggèrent que la présence du touladi influence la dynamique des populations d'omble chevalier aux niveaux de la croissance, de l'alimentation, de la fécondité et de la survie des jeunes individus.

INTRODUCTION

L'omble chevalier, *Salvelinus alpinus*, est une espèce polymorphique capable de modifier les traits de son cycle vital en présence de compétiteurs (Snorasson et al. 1994, Bjorø et Sandlund 1995, Klemetsen et al. 1997, Hammar 1998, Jonsson et Jonsson 2001). Des études portant sur les interactions entre l'omble chevalier et la truite brune, *Salmo trutta*, ont démontré la capacité de l'omble chevalier à modifier sa niche alimentaire et sa répartition spatiale en présence de compétiteurs (Hegge et al. 1989, L'Abée-lund et al. 1993).

Les populations d'omble chevalier dulcicole du Québec méridional sont différentes génétiquement des autres populations retrouvées au Canada (Wilson et al. 1996, Martin et Bernatchez 1999) et sont menacées par les activités humaines comme l'introduction d'espèces compétitrices (Dumont, 1982). Les introductions intentionnelles ou accidentelles d'espèces sportives et de poissons utilisés comme appâts ont modifié les communautés de plusieurs plans d'eau au Québec (Lacasse et Magnan 1994). Le touladi, *Salvelinus namaycush*, est reconnu comme un compétiteur de l'omble chevalier (Johnson 1980). Les populations sympatriques de ces deux espèces interagissent de façon variable mais habituellement le touladi élimine complètement l'omble chevalier ou le relègue à une position subordonnée (Johnson, 1980). Le touladi a été introduit en 1971 au lac Thibault dans le parc de la Gaspésie (Québec, Canada) pour l'amélioration du potentiel halieutique du plan d'eau (Fortin et Lamoureux 1989). Le touladi s'est propagé par la suite au lac Paul situé plus en aval du réseau hydrographique (Faubert et Fournier 1995,

Bouchard 1999). Bien que ces pratiques seraient jugées inacceptables aujourd'hui, elles ont constitué une opportunité unique d'étudier les interactions écologiques entre ces deux espèces très proches d'un point de vue phylogénique. Le but de la présente étude a donc été d'évaluer l'impact de l'introduction du touladi sur les populations d'omble chevalier des lacs Thibault et Paul. Étant donné le peu d'informations disponibles sur les populations antérieures aux introductions de touladi, celles-ci ont été comparées à trois autres populations de la même région n'ayant pas fait l'objet d'ensemencement de touladi.

MÉTHODOLOGIE

Lacs à l'étude

Les cinq lacs à l'étude sont situés en Gaspésie (Québec, Canada) (figure 1). Tous les plans d'eau se situent à l'intérieur des limites du Parc provincial de conservation de la Gaspésie à l'exception du lac York, situé à environ 30 km à l'est du parc. Ces lacs présentent des caractéristiques oligotrophes en regard de la stratification thermique, du pH (6.9 à 7.1), de l'oxygène dissous (8.0 à 13.8 ppm), de la conductivité (27.5 à 30.3 μmhos) et de la transparence (3.7 à 5.7 m). La pêche sportive est interdite sur les lacs Paul, Thibault et Côté tandis qu'elle permise et contrôlée au lac Cascapédia. La pêche sportive effectuée au lac York ne fait l'objet d'aucun suivi. Dans cet article, les lacs où le touladi est présent seront appelés «lacs sympatriques» tandis que les lacs qui ne renferment pas de population de touladi seront appelés «lacs allopatriques» (tableau 1).

Figure 1

Localisation des lacs à l'étude.

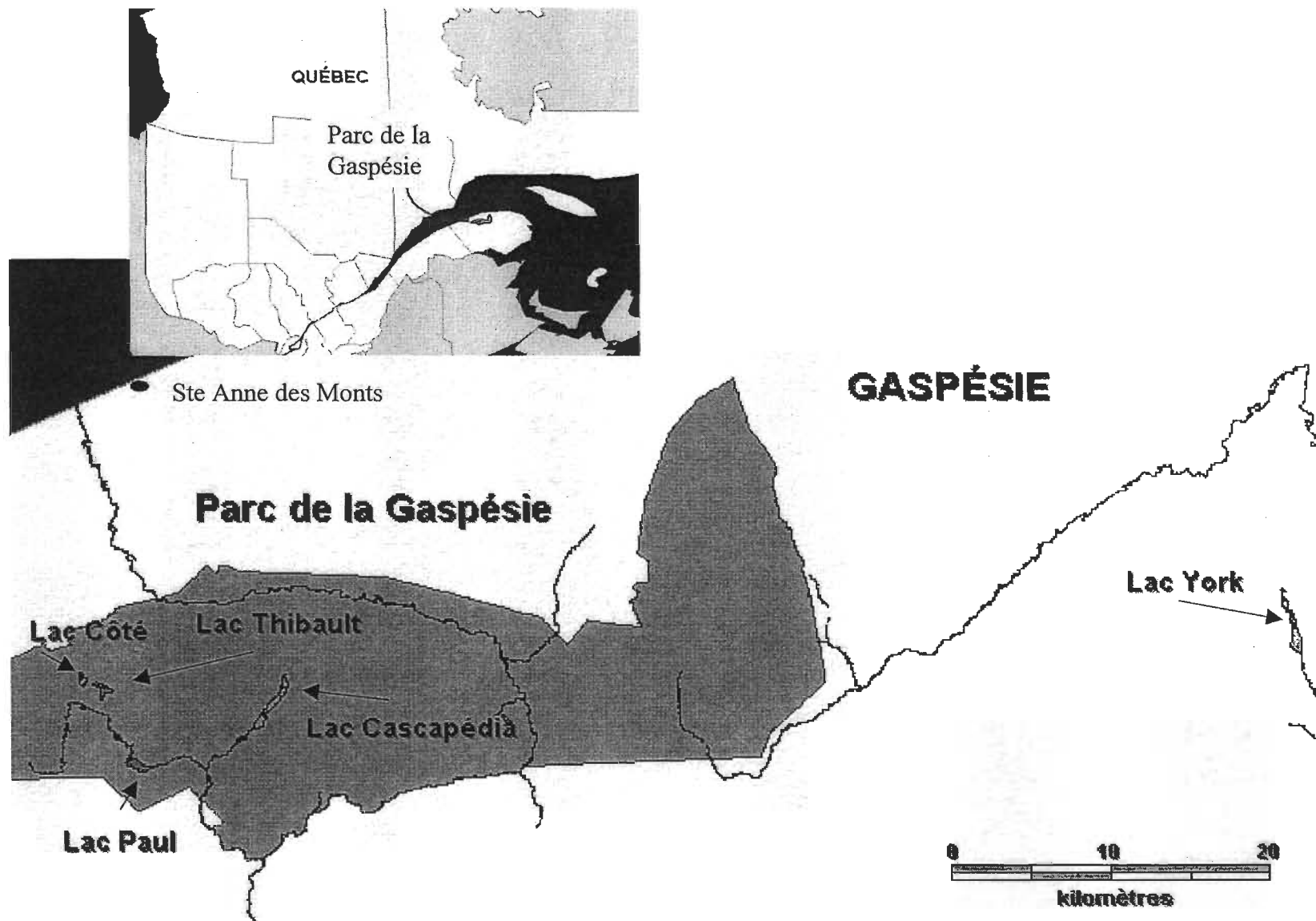


Tableau 1. Caractéristiques générales des cinq lacs à l'étude.

Lac	Espèces présentes						Superficie (ha)	Profondeur maximale (m)	Coordonnées géographiques	Altitude (m)
	saal	sana	safo	pupu	anro	sasa				
Paul	X	X	X				75	14	48°53'04'' N 66°27'03'' O	469
Thibault	X	X	X				47	21	48°55'47'' N 66°29'01'' O	515
York	X		X		X	X	122	20	48°57'46'' N 65°25'32'' O	469
Cascapédia	X		X	X			129	18	48°55'11'' N 66°19'59'' O	500
Côté	X						21	22	48°56'12'' N 66°30'05'' O	332

Note : Abréviations des espèces de poisson : saal : Omble chevalier (*Salvelinus alpinus*), sana : Touladi (*Salvelinus namaycush*), safo : Omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), pupu : Épinoche à neuf épines (*Pungitius pungitius*), anro : Anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*), sasa : Saumon atlantique (*Salmo salar*) (tacons).

Pêches expérimentales

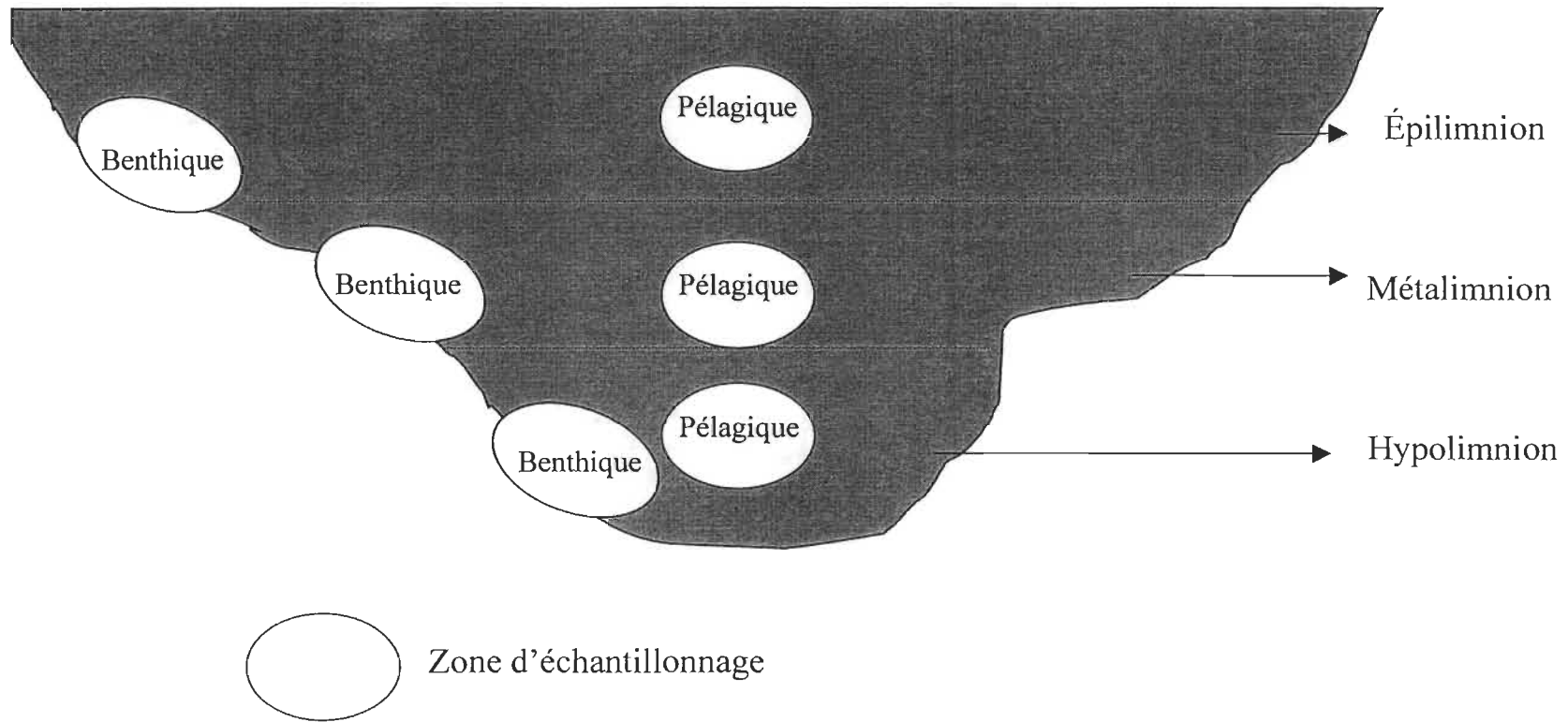
Afin de caractériser l'utilisation de l'habitat de l'omble chevalier, des filets expérimentaux ont été disposés dans les habitats benthiques et pélagiques de l'épilimnion, du métalimnion et de l'hypolimnion de chaque plan d'eau (figure 2). Les six filets expérimentaux avaient une longueur de 60 mètres et étaient composés de 10 panneaux de six mètres de longueur par 1.8 mètres de hauteur, chacun comportant des mailles étirées de 20, 25, 33, 38, 50, 63, 76, 100, 127 et 152 mm. Les filets ont été installés en fin d'après-midi et étaient relevés le lendemain matin pour une durée moyenne de 18 heures de pêche, couvrant la période de coucher et de lever du soleil. L'échantillonnage s'est effectué en période de stratification thermique (annexe 1). Le nombre de journées d'échantillonnage effectuées sur les lacs fut de sept jours au lac Paul (42 nuits-filet), six jours au lac Thibault (36 nuits-filet), cinq jours au lac Cascapédia (30 nuits-filet) et de trois jours aux lacs Côté et York (18 nuits-filet chacun). L'échantillonnage des lacs Paul, Thibault et Côté s'est effectué à l'été 2000 (du 24 juillet au 25 août) tandis que le lac York fut échantillonné en 2001 (du 12 au 15 août). Le lac Cascapédia fut échantillonné durant deux jours à l'été 2000 (du 10 au 14 août) et durant trois jours à l'été 2001 (du 7 au 10 août). Pour ce plan d'eau, les résultats des deux années ont été considérés comme un seul échantillon dans les analyses statistiques.

Traitement des échantillons

Pour chaque capture d'omble chevalier, de touladi et d'omble de fontaine, la longueur à la fourche (± 1 mm) et le poids ($\pm 0,1$ g) ont été mesurés. Chez l'omble chevalier et le

Figure 2

Localisation des six zones d'échantillonnage.



touladi, le sexe et le stade de maturité sexuelle des individus ont également été déterminés. Les gonades femelles ont été conservées dans du liquide de Gilson et la fécondité a été estimée par la méthode prescrite par Snyder (1983). Pour ce faire, la membrane ovarienne a été séparée des œufs par brassage puis retirée par décantation. Les œufs ont été séchés à l'air libre pendant 48 heures. Par la suite, trois sous-échantillons de 25 œufs ont été pesés pour chaque gonade afin d'obtenir le poids moyen d'un œuf nécessaire pour extrapoler le nombre d'œufs total des gonades. Un décompte complet des œufs a été réalisé sur 10 % des gonades afin de valider la méthode (marge d'erreur de ± 5 %). Les otolithes ont été conservés dans un mélange de glycérine et d'alcool dénaturé (50 : 50). Une double lecture latérale des otolithes a été faite sur fond noir avec lumière incidente selon la méthode de Kristoffersen et Klemetsen (1991). Les contenus stomacaux ont été conservés dans une solution de formaline (10%). En laboratoire, les poids secs ($\pm 0,1$ mg) de zoobenthos, de zooplancton, d'insectes nageant (pupes de diptères), d'insectes terrestres et de poissons ont été notés pour chaque estomac.

Analyses statistiques

Afin de déterminer quelles variables environnementales peuvent influencer l'abondance relative d'omble chevalier dans les plans d'eau, des analyses de variance à trois facteurs (ANOVA) ont été réalisées en considérant les captures et biomasses d'omble chevalier par nuit-filet (CPUE et BPUE) comme unité d'échantillonnage. Le lac, la profondeur (épilimnion, métalimnion et hypolimnion) et l'habitat (pélagique et benthique) ont été retenus comme des facteurs pouvant avoir un effet sur les CPUE et BPUE. Les interactions doubles entre les facteurs ont été considérées dans les analyses. Des tests de

comparaison multiple de Bonferroni ont ensuite été effectués sur les facteurs significatifs pour déterminer où se situaient les différences. Les mêmes analyses ont ensuite été réalisées sur les CPUE et les BPUE de touladi enregistrées aux lacs Paul et Thibault.

La distribution spatiale des ombles chevaliers et touladis en fonction de leur âge et de leur taille a été analysée en comparant l'âge moyen et la longueur moyenne des individus capturés aux trois profondeurs et dans les deux habitats échantillonnés de chaque lac par des ANOVA. Des tests de comparaison multiple de Bonferroni ont été réalisés *a posteriori* sur les facteurs significatifs.

Pour chaque estomac d'omble chevalier et de touladi conservé, les pourcentages du poids sec des principaux groupes fonctionnels de proie ont été calculés et leurs distributions ont été illustrées graphiquement pour chacun des plans d'eau.

La relation entre la longueur et l'âge des ombles chevaliers et des touladis (croissance) a été comparée entre les lacs à l'aide d'analyses de covariance (ANCOVA). Comme cette analyse a révélé pour les ombles chevaliers, une hétérogénéité au sein des pentes de l'ensemble des lacs, nous avons par la suite comparé les lacs deux à deux en appliquant une correction de Bonferroni ($P/\text{nombre de comparaisons}$) afin de déterminer où se situaient les différences. Les longueurs à l'âge ont été préalablement transformées ($\log x$) afin de rendre les relations longueur-âge linéaires. Étant donné le faible nombre de captures effectuées au lac Thibault, les données de ce lac ont été retirées des analyses. La croissance a été représentée graphiquement pour tous les lacs, par une courbe illustrant

les longueurs moyennes à l'âge et les écarts-types correspondants. La fécondité des ombles chevaliers et des touladis a été comparée entre les plans d'eau à l'aide d'une ANOVA réalisées sur les valeurs de fécondité ajustées en fonction de la longueur moyenne des individus de tous les plans d'eau. Un test de comparaison multiple de Bonferroni a été effectué *a posteriori* afin de savoir entre quels lacs se situaient les différences. Les analyses statistiques ont été faites à partir des données transformées ($\log x$). Comme l'étendue de la taille des individus n'était pas toujours comparable entre les populations, nous avons assumé que la relation entre la fécondité et la longueur des individus était linéaire pour tous les plans d'eau. Les valeurs de fécondités ajustées pour chaque lac sont accompagnées d'un intervalle de confiance de 95 % parce qu'il n'est pas possible d'estimer des écarts-types à partir de l'inverse d'une transformation logarithmique (Sokal et Rohlf 1981). L'âge moyen des individus matures de chaque sexe a été comparé entre les plans d'eau par une ANOVA suivi d'un test de comparaison multiple de Bonferroni. Enfin, les structures en âge et en taille des différentes populations ont été comparées deux à deux à l'aide de tests de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1999). Comme les comparaisons deux à deux diminuaient la puissance statistique des analyses, nous avons appliqué une correction de Bonferroni ($P/\text{nombre de comparaisons}$). Tous les tests statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel Systat version 8.0.

RÉSULTATS

Populations d'omble chevalier

Variations inter-annuelles

Le lac Cascapédia est le seul lac à l'étude qui a été échantillonné sur deux années consécutives. La structure d'âge des poissons capturés lors de ces deux années ne diffère pas significativement ($K-S = 0.197, p > 0.05$). L'alimentation des ombles chevaliers du lac Cascapédia a été constituée majoritairement de zooplancton en 2001. Plus de 60 % des estomacs ne contenaient que du zooplancton en 2001 comparativement à 15 % en 2000. L'inverse s'observe pour le zoobenthos où 20 % des estomacs ne contenaient que du zoobenthos en 2001 comparativement à près de 70 % en 2000. Il existe un lien entre la zone d'échantillonnage dans laquelle les ombles ont été capturés et leur contenu stomacal. Considérant les deux années d'échantillonnage, la proportion d'estomacs ne contenant que du zoobenthos a été beaucoup plus forte dans les zones épilimnétique et métalimnétique (90 % et 55 % respectivement) que dans la zone hypolimnétique (30 %). À l'inverse, la proportion d'estomacs ne contenant que du zooplancton a été plus forte dans la zone hypolimnétique (45 %) que dans les zones métalimnétique (28 %) et épilimnétique (5 %). Ceci pourrait expliquer la différence observée dans l'alimentation des ombles du lac Cascapédia entre les deux années d'échantillonnage puisqu'en 2001, très peu d'individus ont été capturés dans l'épilimnion comparativement à l'été 2000.

Abondance et biomasse

Les CPUE et BPUE varient selon les lacs, la profondeur et l'habitat (tableau 2). Une interaction significative a été décelée entre les facteurs «lac» et «habitat» pour les CPUE, montrant que les différences d'abondance entre les zones benthiques et pélagiques sont plus fortes en allopatrie qu'en sympatrie (tableau 3). Une interaction significative a également été décelée entre les facteurs «lac » et «profondeur» indiquant que les

Tableau 2. Résultats des ANOVA réalisées sur les captures et biomasses par unité d'effort (CPUE et BPUE) d'omble chevalier des cinq lacs à l'étude.

Variable	Facteur	df	F	p
CPUE	Lac	4	18.46	<0.01
	Profondeur	2	16.46	<0.01
	Habitat	1	59.56	<0.01
	Lac x Profondeur	8	14.33	<0.01
	Lac x Habitat	4	8.60	<0.01
	Habitat x Profondeur	2	1.48	NS
BPUE	Lac	4	5.23	<0.01
	Profondeur	2	6.48	<0.01
	Habitat	1	21.65	<0.01
	Lac x Profondeur	8	3.12	<0.01
	Lac x Habitat	4	0.97	NS
	Habitat x Profondeur	2	0.17	NS

Tableau 3. Captures par unité d'effort (CPUE \pm É.-T.) d'omble chevalier dans les six zones d'échantillonnage, des cinq plans d'eau à l'étude.

Habitat	Profondeur	Lacs sympatriques		Lacs allopatriques		
		Paul	Thibault	Cascapédia	Côté	York
Benthique	Épilimnion	1.4 \pm 1.6	1.2 \pm 1.2	8.6 \pm 12.2	17.7 \pm 1.5	0.0 \pm 0.0
	Métalimnion	1.1 \pm 1.2	0.7 \pm 1.0	5.0 \pm 3.0	17.7 \pm 3.2	5.7 \pm 4.2
	Hypolimnion	3.0 \pm 1.9	0.8 \pm 1.0	17.6 \pm 11.1	3.3 \pm 0.6	38.3 \pm 19.3
	Moyenne	1.9 \pm 1.7	0.9 \pm 1.0	10.4 \pm 10.5	12.9 \pm 7.4	14.7 \pm 20.5
Pélagique	Épilimnion	0.1 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.5	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
	Métalimnion	0.3 \pm 0.8	0.2 \pm 0.4	0.2 \pm 0.4	1.7 \pm 2.1	2.0 \pm 2.0
	Hypolimnion	1.6 \pm 1.3	0.3 \pm 0.5	1.6 \pm 0.9	0.3 \pm 0.6	16.0 \pm 2.0
	Moyenne	0.7 \pm 1.1	0.2 \pm 0.4	0.7 \pm 0.9	0.7 \pm 1.3	6.0 \pm 7.7
Général	Moyenne	1.3 \pm 1.5	0.5 \pm 0.8	5.5 \pm 8.8	6.8 \pm 8.1	10.3 \pm 15.6

variations d'abondance aux trois profondeurs ne sont pas les mêmes pour tous les plans d'eau. Au lac Côté, les ombles chevaliers sont peu nombreux dans l'hypolimnion comparativement au lac York où les captures ont presque toutes été faites dans l'hypolimnion (tableau 3).

Une interaction significative a été décelée entre les facteurs « lac » et « profondeur » pour les BPUE, indiquant que les variations de biomasse d'omble chevalier entre les différentes profondeurs ne sont pas les mêmes sur tous les lacs. Aux lacs York et Paul, les biomasses enregistrées dans l'hypolimnion étaient plus fortes qu'aux deux autres profondeurs, comparativement aux autres lacs, où les différences de biomasse entre les profondeurs étaient moins marquées (tableau 4).

Les tests de comparaison multiple *a posteriori* de Bonferroni ont montré que les captures ont été plus faibles au lac Thibault qu'aux lacs Côté ($p < 0.05$) et York ($p < 0.01$). Les captures ont également été plus faibles au lac Paul qu'au lac York ($p < 0.01$). Elles ont été plus élevées en zone benthique qu'en zone pélagique ($p < 0.01$) et plus abondantes dans l'hypolimnion que dans l'épilimnion ($p < 0.05$). Les biomasses ont quant à elles été significativement plus élevées au lac Paul qu'au lac Cascapédia ($p < 0.05$) et qu'au lac Thibault ($p < 0.01$). Les biomasses étaient plus élevées en zone benthique qu'en zone pélagique ($p < 0.01$) et plus élevées en hypolimnion qu'en épilimnion ($p < 0.01$).

Tableau 4. Biomasses par unité d'effort (BPUE \pm É.-T.) d'omble chevalier dans les six zones d'échantillonnage, des cinq plans d'eau à l'étude.

Habitat	Profondeur	Lacs sympatriques		Lacs allopatriques		
		Paul	Thibault	Cascapédia	Côté	York
Benthique	Épilimnion	740.4 \pm 1134.2	573.3 \pm 569.2	490.5 \pm 698.9	854.7 \pm 76.3	0.0 \pm 0.0
	Métalimnion	1454.2 \pm 1456.6	380.7 \pm 605.5	268.5 \pm 151.6	1244.2 \pm 597.3	377.0 \pm 336.4
	Hypolimnion	2120.7 \pm 1883.3	336.2 \pm 475.4	1065.7 \pm 653.3	172.7 \pm 28.3	2288.6 \pm 1007.8
	Moyenne	1438.4 \pm 1555.7	430.1 \pm 529.9	608.3 \pm 623.7	757.2 \pm 558.1	888.5 \pm 1188.5
Pélagique	Épilimnion	7.3 \pm 19.4	0.0 \pm 0.0	7.3 \pm 16.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
	Métalimnion	376.4 \pm 995.9	89.6 \pm 219.5	10.6 \pm 23.8	127.3 \pm 191.1	64.6 \pm 68.1
	Hypolimnion	976.8 \pm 992.5	157.4 \pm 245.7	100.5 \pm 42.5	10.1 \pm 17.6	1160.0 \pm 457.6
	Moyenne	453.5 \pm 872.2	82.3 \pm 190.6	39.5 \pm 52.4	45.8 \pm 113.8	408.2 \pm 610.1
Général	Moyenne	946.0 \pm 1341.6	256.2 \pm 430.3	323.9 \pm 522.3	401.5 \pm 535.4	648.4 \pm 948.9

Répartition spatiale selon l'âge et la longueur

L'âge moyen a varié significativement en fonction de la profondeur de capture au lac Cascapédia et au lac Paul (Cascapédia : $F = 5.71$, $p < 0.01$, Paul : $F = 3.99$, $p < 0.05$). Les tests de comparaison multiple de Bonferroni ont montré qu'au lac Cascapédia, les ombles chevaliers capturés dans l'hypolimnion étaient plus âgés (4.4 ± 0.9 ans, $n = 96$) que ceux capturés dans le métalimnion (3.9 ± 0.7 ans, $n = 26$, $p < 0.05$) et dans l'épilimnion (4.0 ± 0.8 ans, $n = 43$, $p < 0.05$). Au lac Paul, l'âge moyen des ombles a été plus faible dans l'épilimnion (3.3 ± 2.1 ans, $n = 10$) que dans le métalimnion (5.3 ± 0.9 ans, $n = 10$, $p < 0.05$). L'âge moyen des individus retrouvés aux trois profondeurs n'a pas varié significativement aux lacs Côté, York et Thibault ($p > 0.05$).

Aucune différence significative n'a été décelée entre les tailles moyennes des ombles chevaliers capturés aux trois profondeurs dans tous les plans d'eau excepté au lac Paul ($F = 5.57$, $p < 0.01$) où les ombles capturés dans le métalimnion avaient une taille moyenne supérieure (443 ± 84.5 mm, $n = 10$) à ceux capturés dans l'épilimnion (250 ± 150.3 mm, $n = 11$, $p < 0.01$) et dans l'hypolimnion (323 ± 139.5 mm, $n = 32$, $p = 0.05$).

Aucune différence significative n'a été décelée dans les âges moyens et les longueurs moyennes des ombles chevaliers capturés dans les habitats pélagiques et benthiques dans tous les lacs à l'étude ($p > 0.05$).

Alimentation

Le zoobenthos et le zooplancton sont les groupes fonctionnels qui ont été retrouvés en majorité (>90% du poids sec) dans les estomacs des ombles chevaliers. En sympatrie avec le touladi, les ombles chevaliers ont consommé presque exclusivement du zoobenthos (figure 3). Dans ces plans d'eau, la proportion des estomacs ne contenant que du zoobenthos a varié de 56 à 100 % tandis qu'en allopatrie, elle a varié de 38 à 57 %. Il apparaît que le zooplancton a été consommé plus fréquemment dans les lacs allopatriques que dans les lacs sympatriques (figure 4). La proportion des estomacs ne contenant que du zooplancton a varié de 26 à 59 % dans les lacs allopatriques alors qu'elle a varié de 0 à 6 % dans les lacs sympatriques.

Les autres groupes fonctionnels de proie retrouvés dans les estomacs ont été les insectes terrestres, les insectes nageants et les poissons (<10 % du poids sec total). Les poissons retrouvés dans les estomacs des ombles chevaliers du lac Cascapédia étaient tous des épinoches à neuf épines. Dans les lacs sympatriques, aucun omble chevalier n'avait consommé de poissons.

Croissance

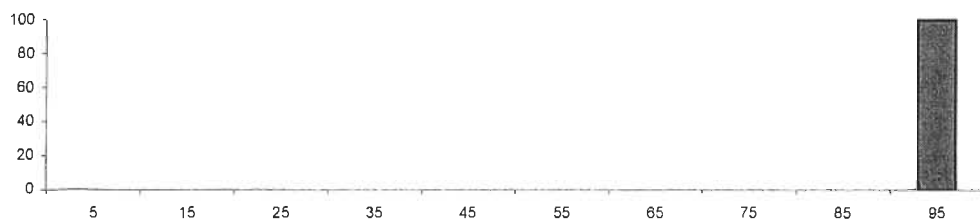
Les analyses de covariance démontrent que les pentes des courbes de croissance observées sur les cinq plans d'eau ne sont pas toutes égales ($F = 69.18$, $p < 0.01$). En comparant les pentes deux à deux, on remarque que la croissance des ombles du lac Paul est plus rapide que celle des ombles du lac York ($F = 78.31$, $p < 0.01$). Au lac Paul, les ombles atteignent jusqu'à 55 cm de longueur à l'âge de 6 ans (figure 5). La croissance

Figure 3

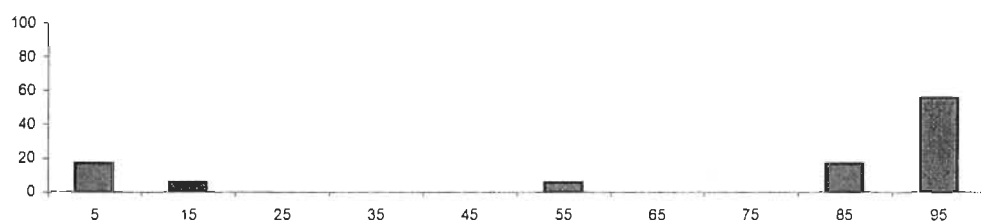
Fréquence relative (%) des ombles chevaliers en relation avec le pourcentage du poids sec de zoobenthos dans leur estomac. Populations allopatriques (A) et sympatriques (S).

Fréquence relative (%)

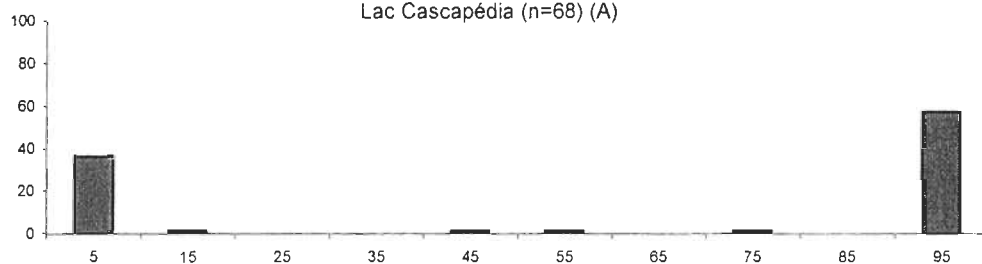
Lac Paul (n=26) (S)



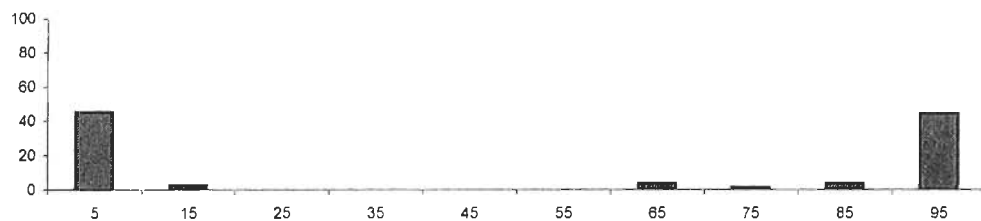
Lac Thibault (n=18) (S)



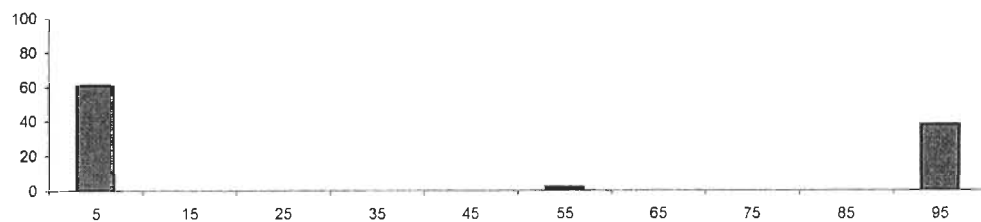
Lac Cascapédia (n=68) (A)



Lac Côté (n=82) (A)



Lac York (n=61) (A)



Pourcentage du poids sec de zoobenthos dans les estomacs

Figure 4

Fréquence relative (%) des ombles chevaliers en relation avec le pourcentage du poids sec de zooplancton dans leur estomac. Populations allopatriques (A) et sympatriques (S).

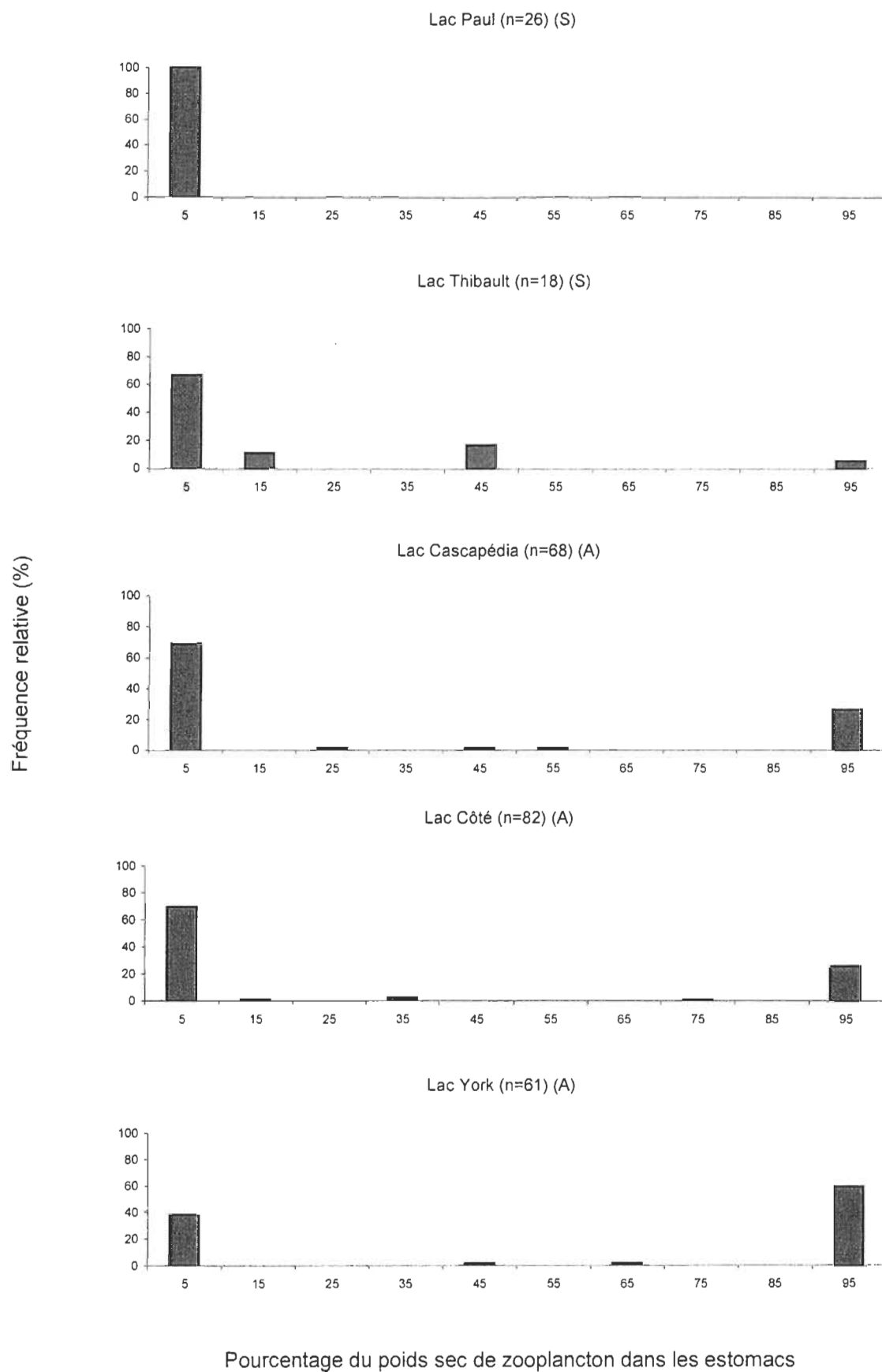
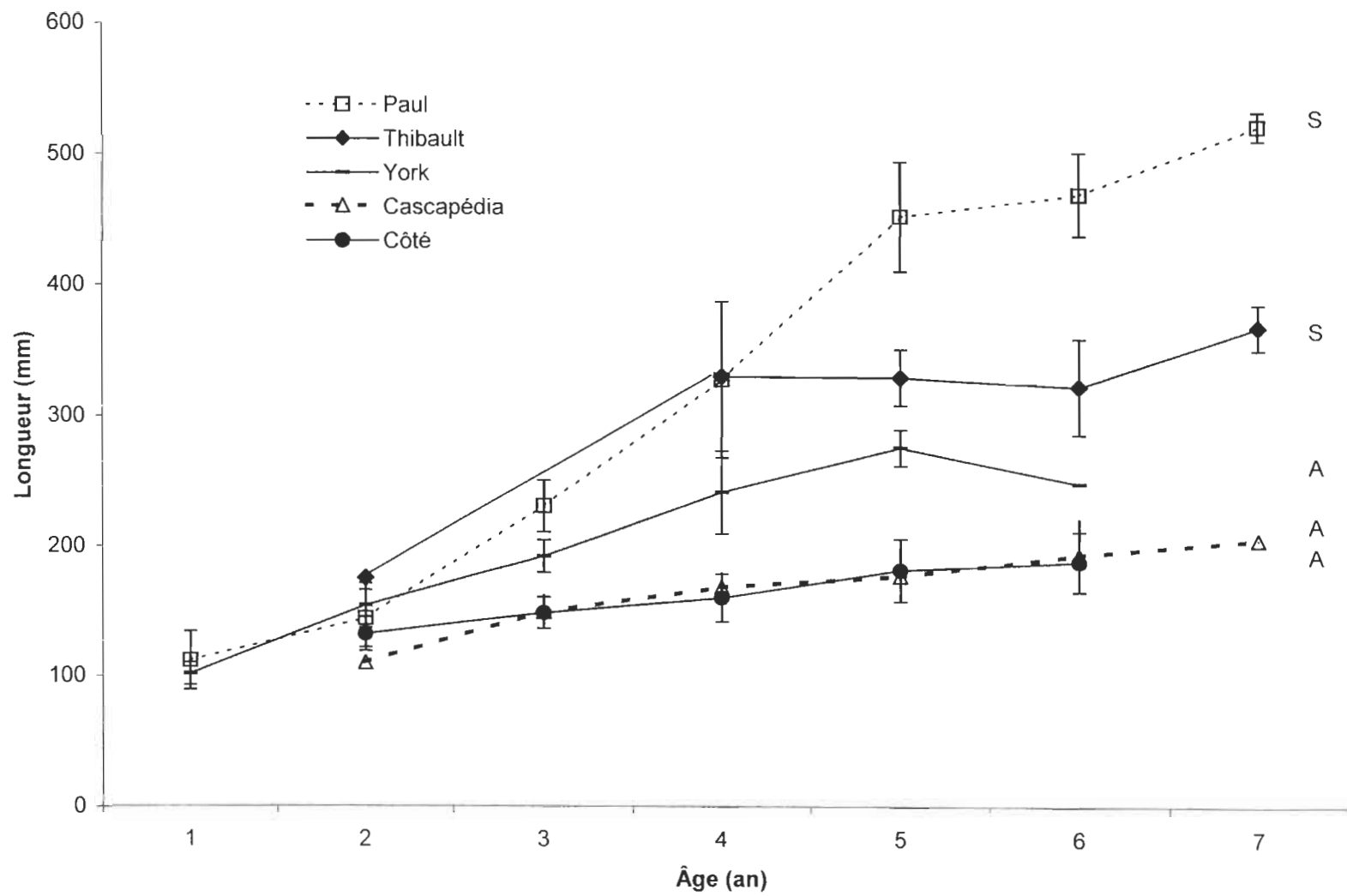


Figure 5

Longueurs à l'âge des ombles chevaliers dans les communautés allopatriques (A) et sympatriques (S) étudiées.



des ombles du lac York est plus rapide que celles des lacs Cascapédia et Côté (Cascapédia : $F = 38.83$, $p < 0.01$, Côté : $F = 27.73$, $p < 0.01$) qui ne diffèrent pas significativement entre elles ($F = 0.16$, $p > 0.05$). Dans ces deux derniers plans d'eau, les ombles dépassent rarement les 25 cm (figure 5). Le lac Thibault n'a pu être comparé aux autres plans d'eau puisque le nombre de captures y était faible, surtout pour les jeunes individus.

Structure en âge et en taille

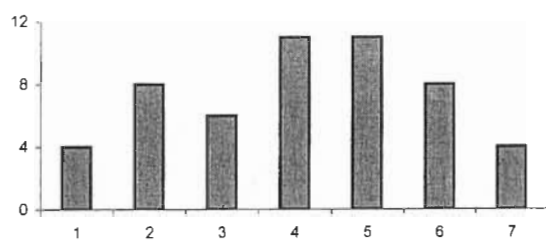
Les structures en âge des ombles des lacs Thibault et York diffèrent significativement des autres plans d'eau ($p < 0.008$). Au lac Thibault, la structure d'âge est composée d'individus plus âgés (figure 6). Les classes d'âge où on retrouve le plus grand nombre d'individus sont les âges 5+, 6+, et 7+. Au lac York, les jeunes individus de 2+ et 3+ sont les plus nombreux. Les populations d'omble chevalier des lacs Paul, Cascapédia et Côté présentent des distributions en âge intermédiaires où les classes d'âges les mieux représentées sont 3+, 4+ et 5+. Les structures en tailles des cinq lacs à l'étude sont toutes significativement différentes entre elles ($p < 0.008$) (figure 7). La classe modale pour les trois populations allopatriques est représentée par la classe 150-199 mm. Dans le cas des populations sympatriques, la classe modale est représentée par la classe 300-349 mm pour le lac Thibault tandis que la population du lac Paul présente plusieurs modes (100-149; 200-249; 450-499).

Figure 6

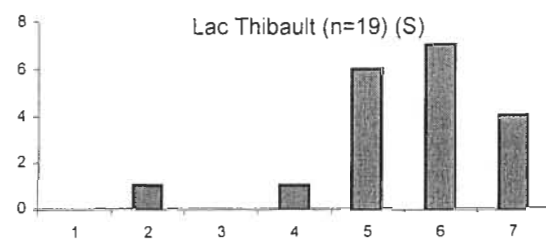
Structure en âge des ombles chevaliers des communautés allopatriques (A) et sympatriques (S) étudiées.

Nombre d'individus

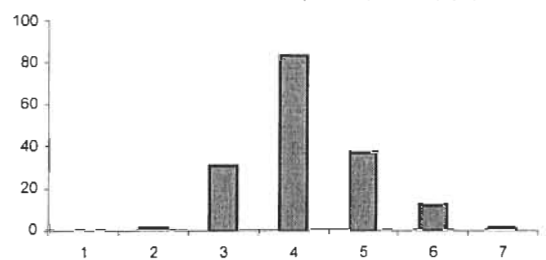
Lac Paul (n=52) (S)



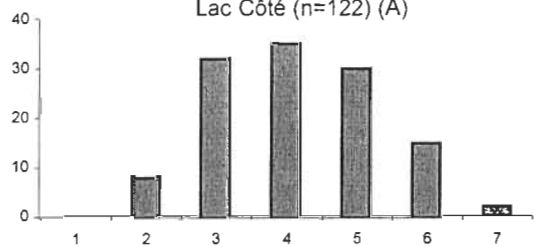
Lac Thibault (n=19) (S)



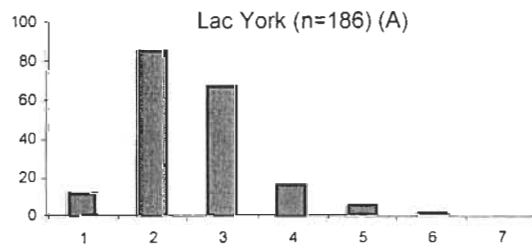
Lac Cascapédia (n=165) (A)



Lac Côté (n=122) (A)



Lac York (n=186) (A)

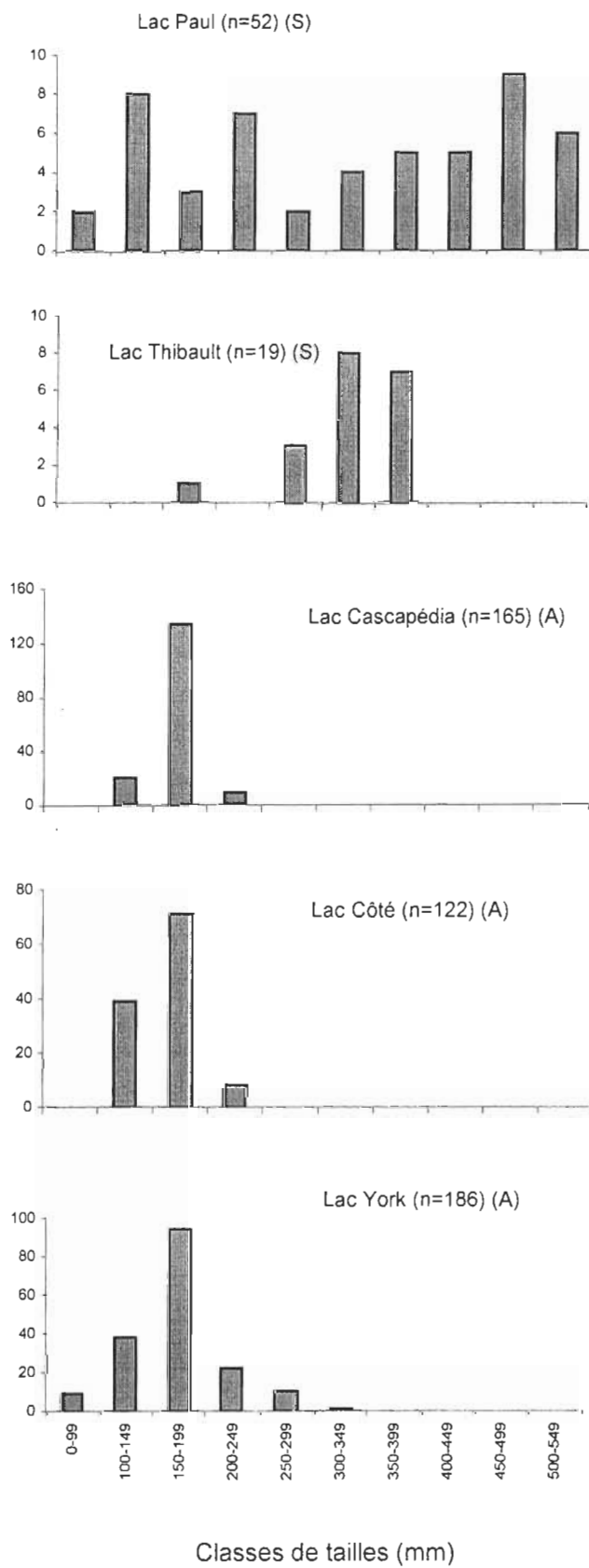


Âge (an)

Figure 7

Structure en taille des ombles chevaliers des communautés allopatriques (A) et sympatriques (S) étudiées.

Nombre d'individus



Fécondité et âge moyen des individus matures

La fécondité des femelles a varié significativement en fonction des lacs (ANOVA, $F = 43.16$, $p < 0.01$, tableau 5). Les ombles chevaliers présentant la plus forte fécondité ajustée sont ceux du lac Paul, suivi dans l'ordre des lacs York, Thibault, Cascapédia et Côté. Les tests de comparaison multiple de Bonferroni ont montré que la fécondité des ombles chevaliers du lac Paul est significativement plus élevée qu'aux lacs Thibault, Cascapédia et Côté, que la fécondité des ombles du lac York est plus élevée qu'aux lacs Cascapédia et Côté et que la fécondité des ombles des lacs Thibault et Cascapédia est plus élevée qu'au lac Côté ($p < 0.05$).

L'âge moyen des femelles matures a également varié de façon significative entre les plans d'eau (ANOVA, $F = 8.06$, $p < 0.01$, tableau 5). Les tests de comparaisons multiple de Bonferroni ont montré que l'âge moyen des femelles matures est significativement plus élevé au lac Thibault (6 ± 1.1 ans) que dans les lacs allopatriques. Les femelles matures du lac York ont un âge moyen plus faible que dans les lacs sympatriques ($p < 0.05$). L'âge moyen des mâles matures est significativement plus élevé au lac Thibault ($5,5 \text{ ans} \pm 0.3$) que dans tous les autres plans d'eaux ($p < 0.05$)(tableau 5).

Tableau 5. Fécondités ajustées (\pm I.C. 95%) et âges moyens (\pm É.T.) des femelles et des mâles matures des ombles chevaliers des cinq lacs à l'étude.

Paramètre	Lacs allopatriques			Lacs sympatriques	
	Casapédia	Côté	York	Paul	Thibault
Fécondité ajustée \pm I.C. 95 % (n) (*)	603 \pm 34 (70) (b)	473 \pm 28 (55) (a)	747 \pm 111 (12) (cd)	907 \pm 62 (22) (d)	677 \pm 69 (10) (bc)
Âge moyen \pm É.T. des femelles matures (n) (*)	4.5 \pm 0.8 (70) (bc)	4.9 \pm 1.0 (55) (bc)	4.2 \pm 0.7 (12) (c)	5.1 \pm 1.2 (22) (ab)	6.0 \pm 1.1 (10) (a)
Âge moyen \pm É.T. des mâles matures (n) (*)	4.0 \pm 0.7 (44) (a)	3.7 \pm 0.8 (22) (a)	4.0 \pm 1.1 (8) (a)	4.1 \pm 2.0 (7) (a)	5.5 \pm 0.5 (8) (b)

* Les moyennes accompagnées de lettres différentes sont significativement différentes tel que déterminé par une ANOVA suivie de tests de comparaison multiple de Bonferroni ($p < 0.05$)

Populations de touladi

Abondance et biomasse

Les captures par unité d'effort ont varié en fonction du lac, de l'habitat et de la profondeur (tableau 6). Une interaction significative a été décelée pour les facteurs « lac » et « habitat ». Les tests de comparaisons multiple de Bonferroni ont montré que le touladi était plus abondant au lac Thibault qu'au lac Paul ($p < 0.05$) et plus abondant en zone benthique qu'en zone pélagique ($p < 0.01$) (tableau 7). La biomasse de touladi a varié en fonction de l'habitat mais n'a pas varié en fonction des lacs et de la profondeur de capture. Les BPUE ont été plus élevés en zone benthique qu'en zone pélagique ($p < 0.01$) (tableau 8).

Répartition spatiale selon l'âge et la longueur

Les ANOVA réalisées sur la longueur et l'âge des touladis du lac Thibault ont montré que ces deux variables varient significativement en fonction de la profondeur de capture (longueur : $F = 5.52$, $p < 0.01$, âge : $F = 4.95$, $p < 0.01$). Les tests *a posteriori* ont montré que les touladis capturés dans l'hypolimnion ($n = 38$) avaient des longueurs et des âges significativement plus faibles que ceux capturés dans l'épilimnion ($n = 21$, $p < 0.05$) et le métalimnion ($n = 36$, $p < 0.05$). Les touladis capturés dans l'hypolimnion étaient en moyenne plus jeunes de deux ans (6.2 ± 3.2 ans) que ceux de l'épilimnion (8.3 ± 2.6 ans) et du métalimnion (8.1 ± 2.9 ans). La longueur ($F = 2.53$, $p > 0.05$) et l'âge ($F = 1.79$, $p > 0.05$) des touladis ne varient pas significativement selon la profondeur au lac Paul.

Tableau 6. Résultats des ANOVA réalisées sur les captures et biomasses par unité d'effort (CPUE et BPUE) des touladis des lacs Paul et Thibault.

Variable	Facteur	df	F	p
CPUE	Lac	1	10.13	<0.01
	Profondeur	2	4.43	<0.05
	Habitat	1	42.80	<0.01
	Lac x Profondeur	2	0.28	NS
	Lac x Habitat	1	7.48	<0.05
	Habitat x Profondeur	2	1.66	NS
BPUE	Lac	1	0.07	NS
	Profondeur	2	1.11	NS
	Habitat	1	23.95	<0.01
	Lac x Profondeur	2	1.19	NS
	Lac x Habitat	1	1.08	NS
	Habitat x Profondeur	2	2.10	NS

Tableau 7. Captures par unité d'effort (CPUE \pm É.T.) des touladis dans les six zones d'échantillonnage des lacs Paul et Thibault.

Habitat	Profondeur	Lac Paul	Lac Thibault
Benthique	Épilimnion	1.0 \pm 0.8	3.3 \pm 3.4
	Métalimnion	2.3 \pm 1.1	5.8 \pm 4.0
	Hypolimnion	3.0 \pm 1.6	4.7 \pm 2.6
	Moyenne	2.1 \pm 1.4	4.6 \pm 3.3
Pélagique	Épilimnion	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4
	Métalimnion	0.1 \pm 0.4	0.2 \pm 0.4
	Hypolimnion	1.3 \pm 1.1	1.7 \pm 2.3
	Moyenne	0.5 \pm 0.9	0.7 \pm 1.5
Total		1.3 \pm 1.4	2.6 \pm 3.2

Tableau 8. Biomasses par unité d'effort (BPUE \pm É.T.) de touladi dans les six zones d'échantillonnage des lacs Paul et Thibault.

Habitat	Profondeur	Lac Paul	Lac Thibault
Benthique	Épilimnion	1392.7 \pm 1008.4	1936.8 \pm 2478.7
	Métalimnion	2045.0 \pm 1624.9	2522.8 \pm 2046.3
	Hypolimnion	1864.6 \pm 1883.7	1556.6 \pm 1033.1
	Moyenne	1767.4 \pm 1497.0	2005.4 \pm 1876.1
Pélagique	Épilimnion	0.0 \pm 0.0	9.0 \pm 22.0
	Métalimnion	144.4 \pm 382.1	127.3 \pm 311.9
	Hypolimnion	1632.1 \pm 1772.0	457.2 \pm 613.0
	Moyenne	592.2 \pm 1247.8	197.8 \pm 421.1
Total		1179.8 \pm 1485.4	1101.6 \pm 1623.6

La longueur et l'âge des touladis du lac Thibault varient également selon l'habitat (longueur : $F = 4.91$, $p < 0.05$, âge : $F = 4.22$, $p < 0.05$). Les touladis capturés en zone benthique ($n = 83$) étaient significativement plus longs et plus âgés que ceux capturés dans l'habitat pélagique ($n = 12$, $p < 0.05$). Les touladis de la zone benthique avaient en moyenne 7.7 ± 3.0 ans et une longueur de 319.6 ± 80.5 mm tandis que les individus retrouvés en zone pélagique avaient en moyenne 5.8 ± 3.2 ans et une longueur de 262 ± 107.9 mm. Au lac Paul, les touladis des habitats benthiques et pélagiques avaient des âges ($F = 1.24$, $p > 0.05$) et des longueurs ($F = 0.29$, $p > 0.05$) comparables.

Alimentation

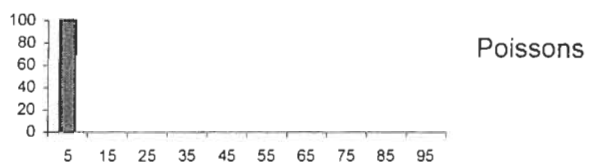
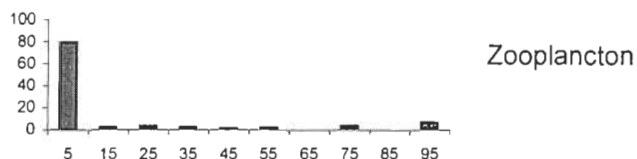
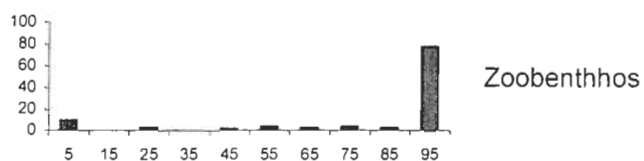
Le zoobenthos, les poissons et le zooplancton sont les trois principales proies qui ont été retrouvées dans les estomacs des touladis des lacs Paul et Thibault (>95 % du poids sec). Sur les 45 estomacs analysés au lac Paul, 82 % ne contenaient que du zoobenthos, 11 % ne contenaient que des poissons et 6 % contenaient un mélange de zoobenthos et de poissons (figure 8). Les poissons retrouvés n'ont pu être identifiés à l'espèce. Il peut donc s'agir d'omble chevalier, d'omble de fontaine ou de touladi. Sur les 90 estomacs provenant des touladis du lac Thibault, 77 % ne contenaient que du zoobenthos, 7 % ne contenaient que du zooplancton et 13 % contenaient un mélange de zoobenthos, de zooplancton et d'insectes nageants (figure 8). Aucun poisson n'a été retrouvé dans les estomacs des touladis du lac Thibault.

Figure 8

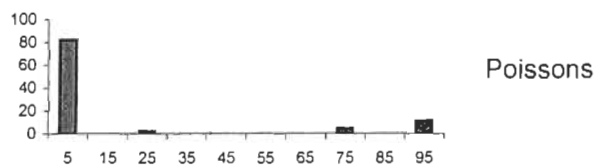
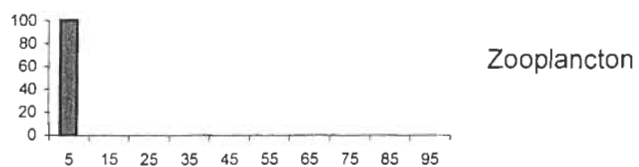
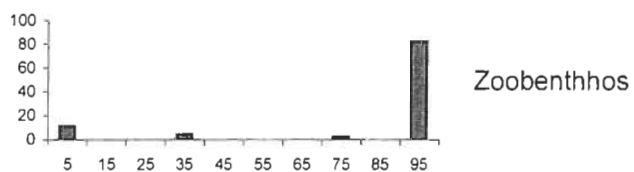
Fréquence relative (%) des touladis des lacs Paul et Thibault en relation avec le pourcentage du poids sec de zoobenthos, de zooplancton et de poissons dans leur estomac.

Fréquence relative (%)

Lac Thibault (n=90)



Lac Paul (n=45)



Pourcentage du poids sec dans les estomacs

Croissance

Les analyses de covariance ont montré que les pentes des courbes de croissance des touladis des lacs Paul et Thibault sont significativement différentes ($F = 93.66$, $p < 0.05$). Vers l'âge de 10 ans, les touladis du lac Thibault mesurent environ 35 cm tandis que ceux du lac Paul atteignent des tailles d'environ 60 cm (figure 9).

Structure en âge et en taille

Les structures d'âge des deux populations de touladis diffèrent significativement ($K-S = 0.26$, $p < 0.05$). Les touladis du lac Thibault présentent une distribution décalée vers les individus plus âgés comparativement aux touladis du lac Paul où l'âge moyen est plus faible (5.9 ± 3.0 ans vs 7.4 ± 3.1 ans) (figure 10). Les structures en taille sont également différentes entre les deux lacs ($K-S = 0.39$, $p < 0.01$) (figure 11).

Fécondité et âge moyen des individus matures

La fécondité des touladis femelles est significativement plus élevée au lac Paul qu'au lac Thibault (ANOVA, $F = 7.89$, $p < 0.01$). L'âge moyen des femelles matures du lac Paul est significativement plus faible (8.5 ± 1.6 ans) que celui des femelles du lac Thibault (9.7 ± 1.3 ans, $F = 5.17$, $p < 0.05$). Il n'y a pas de différence entre les âges moyens des mâles matures entre les deux lacs ($F = 0.26$, $p > 0.05$) (tableau 9).

Figure 9

Longueurs à l'âge des touladis des lacs Paul et Thibault.

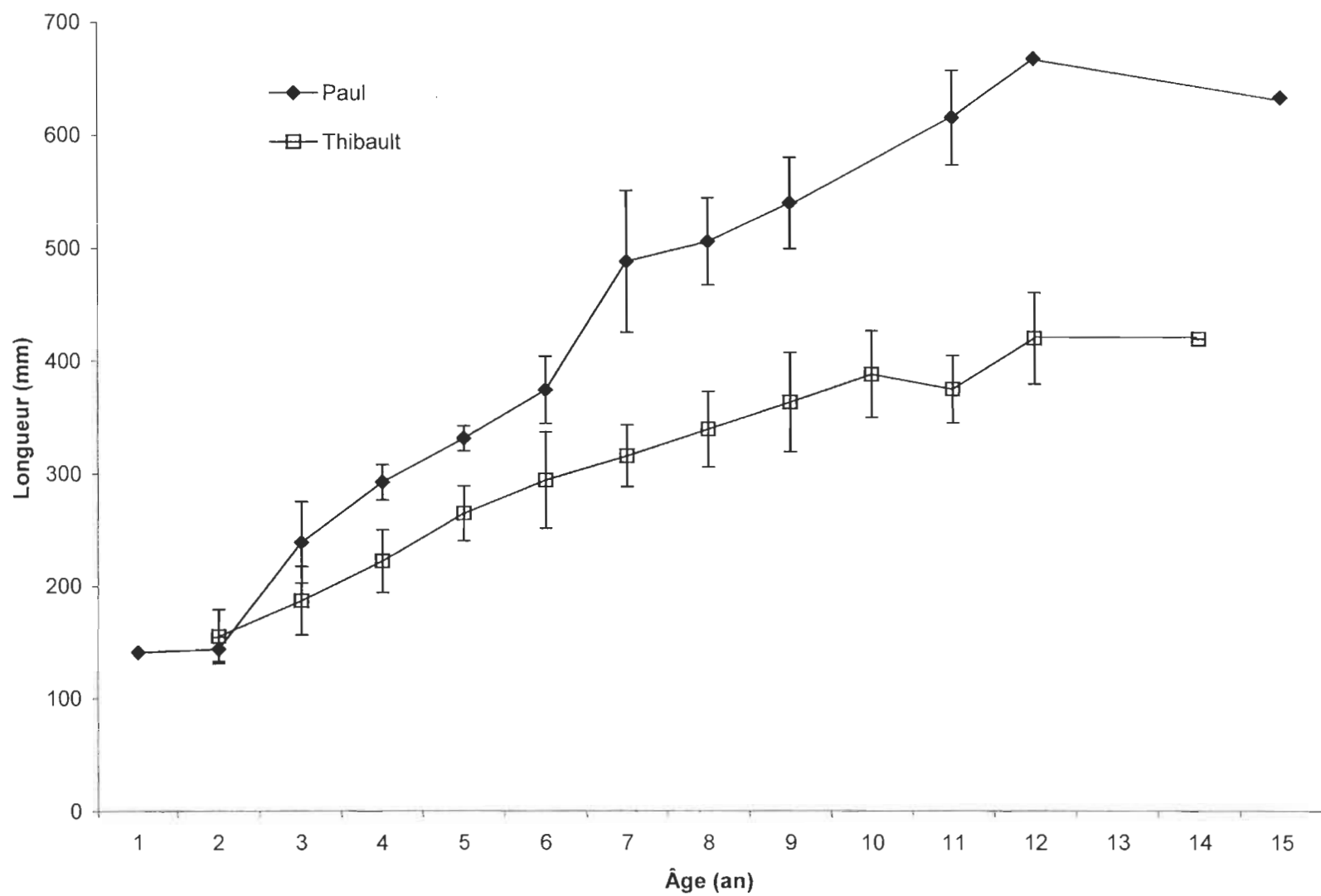


Figure 10

Structure en âge des touladis des lacs Paul et Thibault.

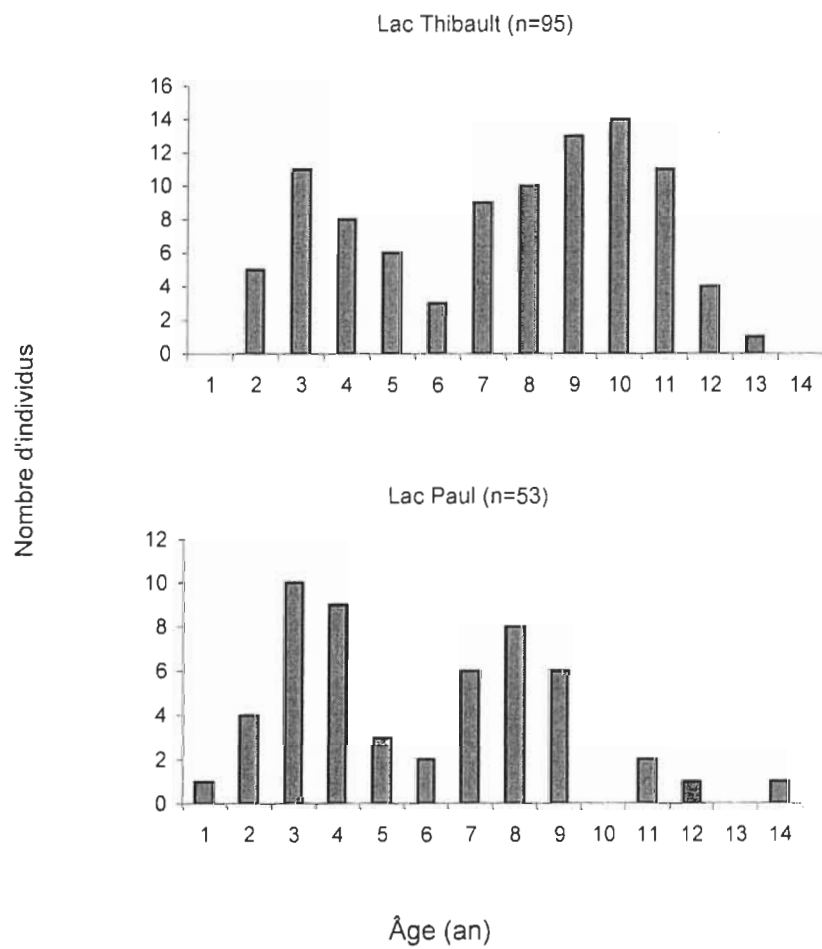


Figure 11

Structure en taille des touladis des lacs Paul et Thibault.

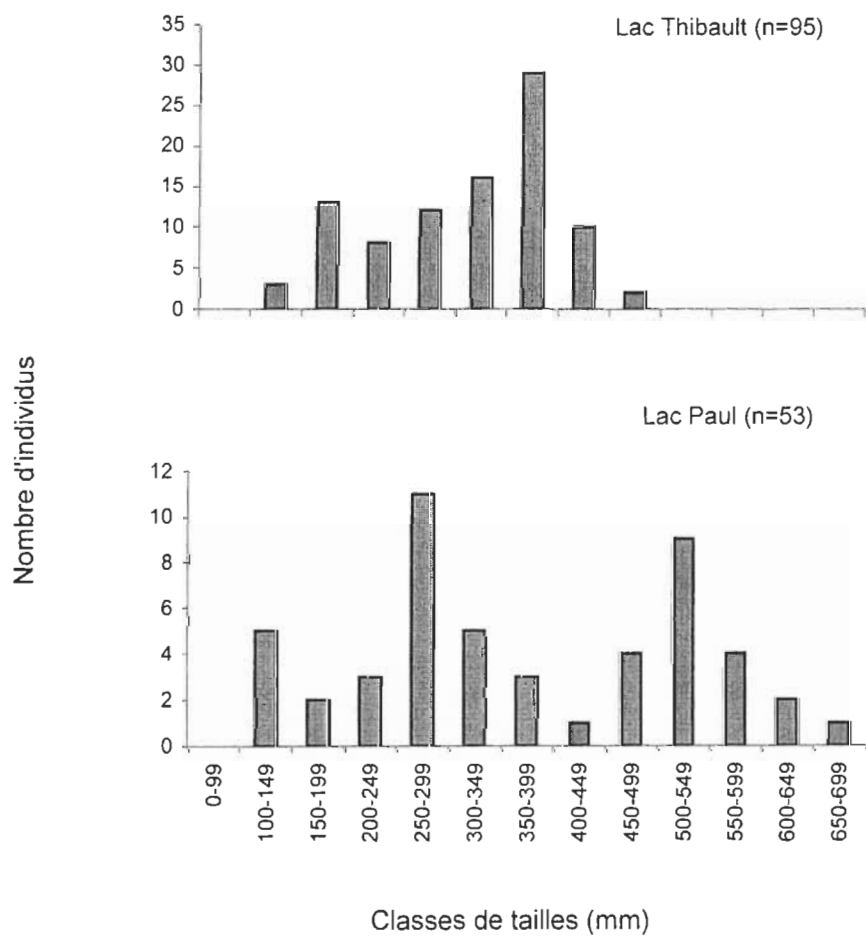


Tableau 9. Fécondités ajustées (\pm I.C. 95%) et âges moyens (\pm É.T.) des femelles et des mâles matures des touladis des lacs Paul et Thibault.

Paramètre	Lac Paul	Lac Thibault
Fécondité ajustée \pm I.C. 95 % (n) (*)	2057 \pm 344 (12) (a)	1631 \pm 173 (20) (b)
Âge moyen \pm É.T. des femelles matures (n) (*)	8.5 \pm 1.6 (12) (a)	9.7 \pm 1.3 (20) (b)
Âge moyen \pm É.T. des mâles matures (n) (*)	8.8 \pm 2.8 (10) (a)	9.2 \pm 2.1 (39) (a)

* Les moyennes accompagnées de lettres différentes sont significativement différentes tel que déterminé par une ANOVA suivie de tests de comparaison multiple de Bonferroni ($p < 0.05$)

Populations d'omble de fontaine

Les captures par unité d'effort d'omble de fontaine ont été plus élevées au lac Cascapédia que dans les autres plans d'eau (tableau 10). L'abondance relative des ombles de fontaine y est environ cinq fois plus élevée que dans les autres lacs à l'étude. Il en va de même pour les biomasses par unité d'effort qui sont plus fortes au lac Cascapédia que dans les autres plans d'eau (tableau 11). Les captures d'omble de fontaine ont principalement été faites dans l'épilimnion et le métalimnion de l'habitat benthique dans les quatre lacs où cette espèce est présente.

DISCUSSION

Populations d'omble chevalier

Les populations d'ombles chevaliers vivant en sympatrie avec le touladi ont présenté des abondances relatives plus faibles, une croissance accrue et une alimentation axée presque exclusivement sur le zoobenthos en comparaison avec les populations allopatriques. La compétition interspécifique et la prédation par le touladi pourraient être à l'origine d'une abondance plus faible des ombles chevaliers dans les lacs sympatriques. La croissance plus élevée des ombles chevaliers dans ces lacs pourrait être le résultat d'une diminution de la compétition intraspécifique liée aux diminutions d'abondance. Une diminution de la compétition intraspécifique induit une plus grande quantité de nourriture disponible par individu (Healey 1980, Amundsen et *al.* 1993, Hayes et *al.* 1996) et peut causer une augmentation des ressources alimentaires *per capita* (Richardson et *al.* 1990, Diehl 1992,

Tableau 10. Captures par unité d'effort (CPUE \pm É.-T.) d'omble de fontaine dans les six zones d'échantillonnage des lacs Paul, Thibault, Cascapédia et York.

Habitat	Profondeur	Lacs sympatriques		Lacs allopatriques	
		Paul	Thibault	Cascapédia	York
Benthique	Épilimnion	7.6 \pm 5.5	3.6 \pm 2.6	24.4 \pm 1.8	5.0 \pm 1.0
	Métalimnion	0.7 \pm 0.9	1.3 \pm 1.6	14.8 \pm 6.8	3.0 \pm 2.6
	Hypolimnion	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.2 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0
	Moyenne	2.8 \pm 4.6	1.7 \pm 2.3	13.1 \pm 10.9	2.7 \pm 2.6
Pélagique	Épilimnion	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
	Métalimnion	0.1 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
	Hypolimnion	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.4 \pm 0.5	0.0 \pm 0.0
	Moyenne	0.05 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0.1 \pm 0.4	0.0 \pm 0.0
Général	Moyenne	1.4 \pm 3.5	0.8 \pm 1.8	6.6 \pm 10.1	1.3 \pm 2.2

Tableau 11. Biomasses par unité d'effort (BPUE \pm É.-T.) d'omble de fontaine dans les six zones d'échantillonnage des lacs Paul, Thibault, Cascapédia et York.

Habitat	Profondeur	Lacs sympatriques		Lacs allopatriques	
		Paul	Thibault	Cascapédia	York
Benthique	Épilimnion	1201.2 \pm 952.3	1533.7 \pm 903.4	3396.0 \pm 2209.7	387.5 \pm 76.0
	Métalimnion	106.8 \pm 154.9	446.5 \pm 644.7	2284.6 \pm 922..8	318.6 \pm 317.2
	Hypolimnion	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	46.6 \pm 104.2	0.0 \pm 0.0
	Moyenne	436.0 \pm 767.2	660.1 \pm 895.3	1909.1 \pm 1928.8	235.4 \pm 242.2
Pélagique	Épilimnion	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
	Métalimnion	14.3 \pm 37.9	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0
	Hypolimnion	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	116.7 \pm 180.7	0.0 \pm 0.0
	Moyenne	4.8 \pm 21.9	0.0 \pm 0.0	38.9 \pm 112.1	0.0 \pm 0.0
Général	Moyenne	220.4 \pm 578.8	330.0 \pm 708.1	973.9 \pm 1645.2	117.7 \pm 205.6

Hayes et *al.* 1992, Dahl-Hansen 1995, Dahl 1998). Le relâchement de la compétition intraspécifique est connu pour causer une augmentation de la croissance des individus chez l'omble chevalier (Persson et *al.* 1996, Langeland 1986, Donald et Alger 1989, Amundsen et *al.* 1993). L'introduction de touladi dans un lac de Suède a causé une augmentation significative de la croissance de l'omble chevalier (Gönczi et Nilsson 1984). Les ombles chevaliers des lacs Paul et Thibault ont complètement délaissé le zooplancton de leur alimentation. Ce déplacement de niche des proies pélagiques aux proies benthiques est similaire à celui décrit par Fraser et Power (1984, 1989) où les ombles chevaliers vivant en présence de touladi ont délaissé le zooplancton et les poissons pour orienter leur alimentation vers le zoobenthos. Ce changement d'alimentation pourrait être causé par l'évitement de la prédation par le touladi en zone pélagique.

L'augmentation de croissance observée aux lacs Paul et Thibault peut agir comme une force atténuant les effets de la prédation exercée par le touladi. L'atteinte rapide d'une taille refuge non vulnérable à la prédation peut être considérée comme une réponse compensatoire à la prédation (Chase 1999, Stoks et *al.* 1999, Persson et *al.* 1996). La distribution bimodale des classes de tailles des ombles chevaliers du lac Paul suggère que les ombles seraient vulnérables à la prédation jusqu'à une taille d'environ 30 cm, les individus mesurant environ 30 cm étant moins nombreux dans la population. Damsgard (1995), a démontré que la taille maximale d'une proie pouvant être ingérée par la truite brune est d'environ 50 % de sa propre longueur. Martin et Olver (1980) rapportent des cas où des touladis d'une longueur de 91.4 et 86.4 cm avaient avalé des poissons de 48.3

et 41.9 cm respectivement. Les plus gros spécimen de touladi ayant été capturés au lac Paul mesuraient un peu plus de 60 cm. On peut donc penser que la taille maximale à laquelle un omble chevalier peut être ingéré serait d'environ 30 cm dans le cas du lac Paul. Le temps requis pour atteindre une taille non vulnérable à la prédation dépend du taux de croissance lequel est relié à la densité de prédateurs (Persson et Eklov 1995). Au lac Paul, les ombles atteindraient une taille non vulnérable à la prédation vers l'âge de 4 ans. Des études expérimentales ont démontré que l'introduction de prédateurs qui induit une taille refuge chez les proies peut influencer fortement les interactions entre différents niveaux trophiques (Persson et *al.* 1996). Les proies se retrouvant en densités différentes selon leur taille, leurs populations pourraient présenter un régime alimentaire différent et influencer différemment les niveaux trophiques inférieurs (zooplancton, zoobenthos).

Nous n'avons pas trouvé de différences dans la taille moyenne des ombles chevaliers retrouvés dans les habitats pélagiques et benthiques des lacs Paul et Thibault. Cependant, dans le cas du lac Paul, les ombles capturés en zone épilimnétique et hypolimnétique avaient des tailles moyennes et des âges moyens plus faibles que les ombles capturés en zone métalimnétique. La zone hypolimnétique présenterait des risques de prédation moins élevés que la zone métalimnétique où la lumière y est plus forte. Les jeunes ombles pourraient également trouver refuge dans la zone épilimnétique qui offre des herbiers comme abri. L'abée-Lund et *al.* (1993) considèrent l'habitat pélagique comme un environnement où les risques de prédation sont plus élevés pour une espèce proie. En présence de truite brune, les ombles chevaliers utiliseraient cette zone uniquement après avoir atteint une taille où les risques de prédation sont presque nuls. L'habitat benthique

profond, où les blocs rocheux et les infractuosités du substrat offrent des abris aux poissons, serait un environnement où les risques de prédation sont moins grands. La ségrégation spatiale de juvéniles en présence de prédateurs a également été observée par Hegge et *al.* (1989) qui ont remarqué que les ombles chevaliers juvéniles occupaient uniquement la zone profonde en présence de truite brune. Afin d'éviter les prédateurs, les proies peuvent également réduire leur taux d'alimentation, réduire leurs déplacements et modifier leurs patrons d'activités journalières (Turner et Mittelbach 1990).

Les structures en taille des ombles chevaliers des lacs sympatriques étaient davantage décalées vers les individus plus âgés. Le changement des structures en taille des populations des lacs sympatriques comparativement aux lacs allopatriques est comparable à celui observé par Fraser et Power (1984) dans des lacs du nord québécois où les ombles de grande taille étaient mieux représentés en sympatrie qu'en allopatrie. La prédation s'exerçant davantage sur les jeunes individus, la distribution des classes de longueur semble donc se déplacer vers les plus grands individus. Persson et *al.* (1996), ont également remarqué que la prédation exercée par le brochet, *Esox lucius*, sur la perchaude, *Perca flavescens*, causait un déplacement de la structure en taille vers les individus de plus grande taille.

Le présence de touladi semble avoir eu un effet sur la structure en âge des ombles chevaliers du lac Thibault uniquement. La structure en âge des ombles chevaliers du lac Thibault présente une plus grande proportion d'individus âgés que ceux du lac Paul. Au lac Thibault, la plus forte densité de touladi doit exercer une plus grande pression sur la

population d'omble chevalier et de ce fait, influence plus fortement la structure en âge. Il semble que la population d'omble chevalier du lac Paul supporte mieux la pression de prédation exercée par le touladi puisque le recrutement y est plus important et que la structure en âge de celle-ci ne diffère pas des populations allopatriques. La structure en âge de la population du lac York est également différente des autres populations étudiées. Le plan d'eau est situé à l'extérieur des limites du parc de la Gaspésie et la pêche sportive ne fait pas l'objet de suivi (Renée Faubert, comm. pers.). La pression de pêche importante pourrait expliquer la plus faible proportion d'individus plus âgés dans la population par rapport aux autres plans d'eau.

Les ombles chevaliers semblent augmenter leur fécondité en présence de touladi. Il s'agit d'une stratégie souvent rencontrée chez des populations en présence de prédateurs ou suite à une exploitation intensive (Healey 1978, Jensen 1981, Donald et Alger 1989, Chase 1999, Persson et Hansson 1999). L'allocation de l'énergie à la croissance et à la reproduction dépend de l'intensité du relâchement de la compétition intraspécifique (Healey 1980).

Les ombles chevaliers des lacs Paul et Thibault n'ont pas retardé leur maturité sexuelle en présence de touladi comme l'on observé Fraser et Power (1984) dans des lacs du nord québécois. Ces auteurs ont noté que l'âge à maturité des ombles mâles et femelles des populations allopatriques était respectivement de 4 et 5 ans tandis qu'en sympatrie avec le touladi, les individus des deux sexes demeuraient immatures jusqu'à l'âge de 8 ans. Il faut mentionner que la longévité de ces populations est beaucoup plus élevée (de 15 à 19

ans) que chez les populations du Québec méridional (6-7 ans) (Venne et Magnan 1989, Masse et Venne 1993). Le retard dans l'atteinte de la maturité sexuelle peut être une stratégie pour allouer l'énergie dans la croissance plutôt que dans la reproduction, ce qui leur permettraient d'atteindre rapidement une taille non vulnérable à la prédation (Chase 1999). Étant donné la faible productivité de ces écosystèmes, le retard de la maturation des gonades est possiblement un prérequis à une augmentation de croissance. Étant donné la baisse de compétition intraspécifique chez l'omble chevalier des lacs Paul et Thibault, une diminution de l'âge à maturité aurait pu être observée. Brodeur et *al.* (2001) ont observé que les meuniers noirs, *Catostomus commersoni*, avaient des âges à maturité moins élevés suite à un retrait massif.

Aux lacs Côté et Cascapédia, environ 20 % des individus âgés de cinq à sept ans ne sont pas matures sexuellement. Il est possible que ces individus ne se reproduisent qu'à tous les deux ans. Ces deux plans d'eaux présentent les croissances les plus lentes et les individus ne parviennent peut-être pas à accumuler les réserves d'énergie suffisantes pour se reproduire annuellement. Fraser et Power (1984) ont également noté chez une population allopatrique d'omble chevalier, une proportion d'individus âgés et non matures plus importante comparativement à une population sympatrique. La charge parasitaire généralement plus forte chez les individus âgés peut aussi avoir une incidence sur la maturation des gonades (Curtis 1984). La charge parasitaire des ombles vivant en sympatrie avec le touladi serait moins élevée qu'en allopatrie (Fraser et Power 1989), ce qui pourrait expliquer que dans les lacs Thibault et Paul, toutes les femelles âgées de cinq ans et plus sont toutes matures sexuellement. La charge parasitaire n'ayant pas fait l'objet

de suivi dans le cadre de la présente étude, aucune conclusion ne peut être faite à cet égard.

Les impacts de l'introduction du touladi sur l'omble chevalier ne semblent pas avoir été le même aux lacs Paul et Thibault. Au lac Paul, les CPUE d'omble chevalier et de touladi sont très semblables tandis qu'au lac Thibault, les CPUE de touladi sont plus élevées que les CPUE d'omble chevalier. La population d'omble chevalier du lac Thibault a en fait presque disparu. La productivité du plan d'eau et la quantité initiale de touladi qui y a été introduite peuvent avoir eu une incidence sur l'équilibre de ces deux populations (Chase 1999). La productivité d'un plan d'eau peut influencer la capacité d'une proie à supporter la prédation. Il devient possible pour une population de proie d'atteindre une taille refuge uniquement si la productivité du milieu le permet. Dans des cas de faible productivité, les populations de proies opteront habituellement pour d'autres stratégies comme l'atteinte hâtive de l'âge à maturité leur permettant de se reproduire avant de subir la prédation (Chase 1999). Les caractéristiques morphométriques (taille des plans d'eau, profondeur moyenne) peuvent aussi influencer les interactions entre ces deux espèces. Johnson (1980) a émis l'hypothèse que dans les lacs de grande superficie de l'arctique canadien, le touladi peut éliminer complètement l'omble chevalier à moins qu'il n'y ait d'autres espèces de poissons présentes.

Populations de touladi et d'omble de fontaine

Les populations de touladis des lacs Paul et Thibault sont différentes aux niveaux de leur croissance, de leur fécondité et de leur abondance relative. Au lac Paul, la croissance est

beaucoup plus rapide qu'au lac Thibault. Les touladis du lac Paul se nourrissent de zoobenthos et de poissons-proies tandis que ceux du lac Thibault se nourrissent de zooplancton et de zoobenthos. L'alimentation a une incidence directe sur le taux de croissance des individus (Johnson 1980). Des études antérieures ont démontré des taux de croissance plus élevés chez des touladis vivant en présence de poissons fourrages que chez des populations se nourrissant de plancton et de zoobenthos (Martin 1966, Nilsson et Svardson 1968). L'absence de poissons dans la diète des touladis du lac Thibault pourrait donc expliquer la différence marquée de croissance entre les deux populations. La densité de touladi, qui est deux fois plus faible au lac Paul qu'au lac Thibault, peut également expliquer la différence de croissance observée chez les individus des deux lacs. La compétition intraspécifique plus forte au lac Thibault pourrait entraîner des ressources alimentaires *per capita* moins abondantes par individu (Healey 1980).

Le touladi est reconnu pour habiter les eaux froides et bien oxygénées de la couche supérieure de l'hypolimnion en période de stratification thermique (Scott et Crossman 1974). En dehors de la période de stratification thermique, les touladis sont habituellement retrouvés dans toutes les zones des plans d'eau. Aux lacs Paul et Thibault, les touladis ont occupé les zones métalimnétiques et épilimnétiques aussi bien que l'hypolimnion des plans d'eaux, et ce dans la période de stratification thermique. Les touladis effectuent probablement des excursions dans le métalimnion et dans l'épilimnion pour capturer des ombles de fontaine et des ombles chevaliers dans un environnement où la quantité de lumière est plus grande et où la chasse à vue devrait être plus facile. Le manque de poissons fourrage typiques au touladi pourrait l'obliger à adopter ce

comportement dans les lacs à l'étude. Il est bien connu que le touladi est capable de visiter des milieux où les conditions environnementales ne sont pas favorables à son métabolisme dans le but de s'alimenter (Martin et Olver 1980). Dans deux lacs de l'Ontario, Martin (1952) a observé que les touladis pénétraient dans des eaux peu profondes, ayant une température de 18°C, pour s'alimenter de cyprins et de perchaudes. De façon similaire, Miller et Kennedy (1948) ont remarqué que les touladis, particulièrement les grands individus, effectuaient des excursions de courte durée dans les eaux peu profondes du Grand lac de l'Ours.

Au lac Thibault, la longueur moyenne plus faible des touladis de la zone pélagique par rapport à la zone benthique suggère que les jeunes touladis exploiteraient davantage le zooplancton et que les individus plus âgés se tourneraient vers le zoobenthos. Johnson (1980) rapporte plusieurs études montrant que les touladis juvéniles se nourrissent souvent de plancton et que lorsque ceux-ci grandissent, ils délaissent le plancton pour des proies de plus grande taille.

L'omble de fontaine est relativement peu abondant dans les lacs Paul, Thibault et York et est absent du lac Côté. Au lac Cascapédia, l'omble de fontaine est plus abondant et occupe surtout la zone épilimnétique et métalimnétique du plan d'eau. Étant donné que cette espèce est retrouvée dans la majorité des plans d'eau, nous avons assumé que son effet était comparable dans les lacs à l'étude (effet additif).

CONCLUSION

Notre étude illustre qu'en présence de touladi, l'omble chevalier présente des abondances relatives plus faibles, une croissance accrue, une fécondité plus élevée et une alimentation tournée presque exclusivement sur le zoobenthos. L'augmentation de croissance pourrait être une réponse compensatoire à la prédation exercée par le touladi. Dans le cas du lac Paul, les ombles chevaliers resteraient vulnérables à la prédation jusqu'à une longueur d'environ 30 cm. Toujours au lac Paul, nous avons remarqué une ségrégation spatiale des ombles chevaliers selon leur taille et leur âge en fonction de la profondeur de capture. Les jeunes ombles chevaliers semblent occuper davantage les zones du lac où les risques de prédation sont moins élevés i.e. l'épilimnion et l'hypolimnion. Au lac Thibault, les densités d'omble chevalier sont très faibles et la niche écologique de ce dernier semble occupée par le touladi. La structure en âge des ombles chevaliers du lac Thibault est d'ailleurs différente de celle des autres plans d'eau, les individus plus jeunes étant sous-représentés.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été rendue possible grâce au soutien financier de la Société de la Faune et des Parcs du Québec (FAPAQ), de la Société des Établissement de Plein Air du Québec (SÉPAQ) et du Conseil de la Recherche en Sciences Naturelles et en Génie (CRSNG). Nous tenons à remercier MM. Nelson Fournier et Caroline Turcotte de la Société de la Faune et des Parcs du Québec ainsi que M. François Boulanger de la Société des

Établissement de Plein Air du Québec pour leur soutien logistique. Nous remercions également à MM. Raphaël Proulx et Martin-Hugues St-Laurent pour leurs précieux conseils tout au long du projet de recherche. Enfin, nous remercions MM. Renée Faubert, Martin Delarosbil, François Greffard, Nancy Laflamme, Hélène Boulanger, Denis Roy et Johanne Breton pour leur aide sur le terrain.

RÉFÉRENCES

- Amundsen, P.-A., A. Klemetsen et P.E. Grotnes, 1993. Rehabilitation of a stunted population of arctic char by intensive fishing. *North Am. J. Fish. Manage.* 13 : 483-491.
- Bjoru, B. et O. T. Sandlund, 1995. Differences in morphology and ecology within a stunted arctic char population, *Nordic J. Freshw. Res.* 71 : 163-172.
- Bouchard, F., 1999. Plan de protection des populations d'omble chevalier des lacs Paul et Thibault, Faune et Parcs Québec, Direction de l'aménagement de la faune de la Gaspésie-Iles-de-la-Madeleine, Zac des Chic-Chocs, 53 p.
- Brodeur, P., P. Magnan et M. Legault, 2001. Response of fish communities to different levels of white sucker (*Catostomus commersoni*) biomanipulation in five temperate lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58 : 1998-2010.
- Chase, J. M., 1999. Food web effects of prey size refugia : variable interactions and alternative stable equilibria, *Amer. Nat.* 154 : 559-570.
- Curtis, M.A., 1984. *Diphyllbothrium* spp. and the Arctic charr : parasite acquisition and its effects on a lake-resident population, p. 395-411 *In* L. Johnson and B.L. Burns, editors. *Biology of the Arctic charr*, University of Manitoba Press, Winnipeg, Canada.
- Dahl-Hansen, G.A.P., 1995. Long-term changes in crustacean zooplankton : the effects of a mass removal of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), from an oligotrophic lake. *J. Plank. Res.* 17 : 1819-1833.
- Dahl, J. 1998. Effects of a benthivorous and a drift-feeding fish on a benthic stream assemblage. *Oecologia*, 116 : 426-432.
- Damsgard, B., 1995. Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), as prey for piscivorous fish- A model to predict prey vulnerabilities and prey size refuges, *Nordic J. Freshw. Res.* 71 : 190-196.
- Diehl, S. 1992. Fish predation and benthic community structure : the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* 73 : 1646-1661.
- Donald, D.B. et D.J. Alger, 1989. Evaluation of exploitation as a means of improving growth in a stunted population of brook trout. *North Am. J. Fish. Manage.* 9 : 177-183.

- Dumont, P., 1982. Dispersion post-glaciaire de l'Omble chevalier d'eau douce (*Salvelinus alpinus*) dans le Québec méridional, Nat. Can. 109 : 229-234.
- Faubert, R. et N. Fournier, 1995. Diagnose écologique du lac Paul, juin 1993, Ministère de l'Environnement et de la Faune, DGOR-11, SAEF, ZAC des Chic-Chocs, 41 p.
- Fortin, M. et J. Lamoureux, 1989. Compte rendu de la diagnose du lac Thibault, août 1989. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, D.G.O.R.-11, S.A.E.F., ZAC des Chic-Chocs, 3p.
- Fraser, N. C. et G. Power, 1984. The interactive segregation of landlocked Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from lake charr (*S. namaycush*) and brook charr (*S. fontinalis*) in two lakes of subarctic Quebec, Canada, p. 163-181. In L. Johnson and B.L. Burns (eds.), Biology of the Arctic charr, Proceedings of the International Symposium on Arctic Charr, Winnipeg, Manitoba, May 1981, Univ. Manitoba Press, Winnipeg.
- Fraser, N. C. et G. Power, 1989. Influences of lake trout on lake-resident arctic char in northern Quebec, Canada, Trans. Amer. Fish. Soc. 118 : 36-45.
- Gönczi, A.P. et N.A. Nilsson, 1984. Results of the introduction of lake trout (lake charr, *Salvelinus namaycush*) into Swedish lakes. EIFAC (European Inland Fisheries Advisory Commission) Technical paper 42 (Supplement 2) : 392-399.
- Hammar, J. 1998. Interactive asymmetry and seasonal niche shifts in sympatric Arctic Char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta*) : Evidence from winter diet and accumulation of radiocesium, Nordic. J. Freshw. Res. 74 : 33-64.
- Hayes, D.B., W.W. Taylor et J.C. Schneider, 1992. Response of yellow perch and benthic invertebrate community to a reduction in the abundance of white sucker. Trans. Amer. Fish. Soc. 121 : 36-53.
- Hayes, D.B., C. Paola Ferreri et W.W. Taylor, 1996. Linking fish habitat to their population dynamics. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53 : 383-390.
- Healey, M.C., 1978. Fecundity changes in exploited populations of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and lake trout (*Salvelinus namaycush*). J. Fish. Res. Board Can. 35 : 945-950.
- Healey, M.C., 1980. Growth and recruitment in experimentally exploited lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37 : 255-267.

- Jensen, A.L., 1981. Population regulation in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). J. Fish Biol. 19 : 557-573.
- Johnson, L., 1980. The arctic charr, *Salvelinus alpinus*. In Charr : Salmonids fishes of the genus *Salvelinus*, 15-98, ed. Balon, E. K., Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands, 928 p.
- Jonsson, B. et N. Jonsson, 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr, J. Fish Biol. 58 : 605-638.
- Klemetsen, A., P.-A. Amundsen, R. Knudsen et B. Hermansen, 1997. A profundal, winter-spawning morph of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) in Lake Fjellfrosvatn, northern Norway, Nordic. J. Freshwat. Res. 73 : 13-23.
- Kristoffersen, K et A. Klemetsen, 1991. Age determination of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from surface and cross section of otoliths related to otolith growth, Nordic. J. Freshw. Res. 66 : 98-107.
- L'Abée-Lund, J. H., A. Langeland, B. Jonsson et O. Ugedal, 1993. Spatial segregation by age and size in Arctic charr : a trade-off between feeding possibility and risk of predation, J. Ani. Ecol. 62 : 160-168.
- Lacasse, S. et P. Magnan. 1994. Distribution post-glaciaire de l'omble de fontaine dans le bassin hydrographique du fleuve St-Laurent : impact des interventions humaines. Université du Québec à Trois-Rivières, pour le ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec. 83 p.
- Langeland, A., 1986. Heavy exploitation of a dense resident population of arctic char in a mountain lake in the central Norway. North Am. J. Fish. Manage. 6 : 519-525.
- Martin, N.V., 1952. A study of lake trout, *Salvelinus namaycush*, in two Algonquin Park, Ontario, lakes. Trans. Amer. Fish. Soc. 81 : 111-137.
- Martin, N.V., 1966. The significance of food habits in the biology, exploitation and management of Algonquin Park, Ontario, lake trout, Trans. Amer. Fish. Soc. 95: 415-422.
- Martin, S. et L. Bernatchez, 1999. Caractérisation génétique de deux populations d'omble chevalier du Parc de la Gaspésie, Rapport présenté par le Cirsa Inc. à la Société Faune et Parcs, 20 p.

- Martin, N.V. et C.H. Olver, 1980. The lake charr, *Salvelinus namaycush*. In Charr : Salmonids fishes of the genus *Salvelinus*, 15-98, ed. Balon, E. K., Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands, 928 p.
- Masse, D. et H. Venne, 1993. Situation de la population d'omble chevalier (*Salvelinus alpinus* Linné) du lac Français, Parc National de la Mauricie, Service de la conservation des ressources naturelles, Parc National de la Mauricie, 139 p.
- Miller, R.B. et W.A. Kennedy, 1948. Observations on the lake trout of the Great Bear Lake, J. Fish. Res. Board Can. 74 : 176-189.
- Nilsson, N.-A. et G. Svardson, 1968. Some results of the introduction of lake trout (*Salvelinus namaycush* Walbaum), into Swedish lakes, Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm 48 : 5-16.
- Persson, A., et L.A. Hansson, 1999. Diet shift in fish following competition release. Ca. J. Fish. Aquat. Sci. 56 : 70-78.
- Persson, L., J. Andersson, E. Wahlstrom et P. Eklov, 1996. Size-specific interactions in lake systems : predator gape limitation and prey growth rate and mortality, Ecology, 77 : 900-911.
- Persson, L. et P. Eklov, 1995. Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach, Ecology, 76 : 70-81.
- Richardson, W.B., S.A. Wickham et S.T. Threlkeld, 1990. Foodweb response to the experimental manipulation of a benthivore (*Cyprinus carpio*), zooplanktivore (*Menidia beryllina*) and benthic insects. Arch. Hydrobiol. 119 : 143-165.
- Scott W. B. et E. J. Crossman, 1974. Poissons d'eau douce du Canada, Office des recherches sur les pêcheries du Canada, Bulletin 184, Ottawa, 1026 p.
- Snorrasson, S. S., S. Skulason, B. Jonsson, H. J. Malmquist, P. M. Jonasson, O. T. Sandlund et T. Lindem, 1994. Trophic specialization in arctic charr *Salvelinus alpinus* (Pisces : Salmonidae) : morphological divergence and ontogenetic niche shifts, Biol. J. Linn. Soc. 52 : 1-18.
- Snyder, D., 1983. Fish eggs and larvae. In L.A. Nielsen et D.L. Johnson (eds). Fisheries techniques. American Fisheries Society, Bethesda, 468 p.
- Sokal, R.R. et F.J. Rohlf, 1981. Biometry. 2^{ième} ed. W.H. Freeman and Co., San Francisco, Calif.

- Stoks, R., M. DeBlock, H. Van Gossum et L. De Bruyn, 1999. Phenotypic shifts caused by predation : selection or life-history shifts ? *Evol. Ecol.* 13 : 115-129.
- Turner, A.M. et G.G. Mittelbach, 1990. Predator avoidance and community structure : interactions among piscivores, planktivores and plankton, *Ecology*, 71 : 2241-2254.
- Venne, H. et P. Magnan, 1989. Life history tactics in landlocked arctic charr (*Salvelinus alpinus*) : a working hypothesis, *Physiol. Ecol. Japan. Spec.* 1 : 239-248.
- Wilson, C. C. , P. D. N. Hebert, J. D. Reist et J. B. Dempson, 1996. Phylogeography and postglacial dispersal of arctic charr *Salvelinus alpinus* in North America, *Mol. Ecol.* 5 : 187-197.
- Zar, J.H., 1999. Biostatistical analysis, 4th edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, 663 p.

ANNEXE 1

Profils thermiques des cinq lacs à l'étude

Profondeur (m)	Température (°C)					
	Paul (2000)	Thibault (2000)	Côté (2000)	York (2001)	Casapédia (2000)	Casapédia (2001)
1	20	19	19	19	20	20
2	20	19	19	19	20	20
3	20	19	19	19	20	20
4	19	17	19	19	20	19
5	18	15	16	19	19	18
6	17	13	13	18	18	17
7	16	12	9	16	16	16
8	15	11	8	14	15	15
9	14	10	8	13	14	14
10	13	10	8	11	13	13
11	12	9	8	10	11	12
12	12	9	7	9	10	12
13	11	9	7	9	10	11
14	11	9	7	8	10	11
15	-	9	7	8	9	10
16	-	8	-	-	9	10
17	-	8	-	-	9	9
18	-	8	-	-	9	9
19	-	8	-	-	-	-
20	-	7	-	-	-	-
21	-	7	-	-	-	-
22	-	-	-	-	-	-
23	-	-	-	-	-	-
24	-	-	-	-	-	-
25	-	-	-	-	-	-
26	-	-	-	-	-	-